АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII, ВЫП. 6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1954

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

1954

ТОМ XXXIII ноябрь — декабрь ВЫПУСК 6

Адрес редакции:

Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21,

Издательство Академии наук СССР,

Редакция «Зоологического журнала»

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

О ФОРМАХ ХОЗЯИННО-ПАРАЗИТНЫХ ОТНОШЕНИЙ В ГЕЛЬМИНТОЛОГИИ

Р. С. ШУЛЬЦ и Э. А. ДАВТЯН

Институт ветеринарии Каз. филиала ВАСХНИЛ и Ереванский зооветеринарный институт

Пути возникновения хозяинно-паразитных систем

Мы рассматриваем пути возникновения различных хозяинно-паразитных систем, исходя из положения акад. Е. Н. Павловского (1946) о триаде факторов становления организма хозяином паразита в процессе эволюции. Однако мы считаем целесообразным учитывать лишь два фактора — допускающий (предрасполагающий, по Е. Н. Павловскому) и осуществляющий. По нашему мнению, факторы допускающие определяются главным образом состоянием организмов хозяина и паразита в их интимных взаимоотношениях (при определенных воздействиях на них со стороны факторов внешней среды), а факторы осуществляющие — условиями внешней среды, обеспечивающими встречу паразита с хозяином и заражение последнего.

Основными факторами, способствующими становлению хозяиннопаразитных систем, можно считать: 1) отсутствие узкой хозяиннопаразитной специфичности, 2) ущербное физиологическое состояние хозяев, 3) большую жизненность и агрессивность (вирулентность) паразитов, 4) изменение условий внешней среды хозяев и паразитов.

В большинстве имеющихся определений хозяинно-паразитной специфичности не учитывается то, что при переходе к паразитизму организм обретает качественно иную среду обитания и взаимоотношения между участвующими организмами (паразит и хозяин) подчиняются новым закономерностям.

Как всякий живой организм, паразит требует определенных условий для своего развития и жизнедеятельности. Именно эта сторона совершенно правильно учитывается в большей части определений. Но это лишь одна сторона дела. Живой организм-хозяин противопоставляет внедрившемуся в него паразиту целую систему защитных мер, которые паразит должен преодолевать для своего полноценного развития. Это другая сторона дела, до сих пор не учитываемая при анализе проблемы специфичности. Поэтому все определения страдают односторонностью.

В развитие трактовок специфичности, предложенных различными советскими исследователями, мы предлагаем такое определение: хозяинно-паразитная специфичность есть относительная приспособленность паразита к данному хозяину (или кругу хозяев), которая заключается: 1) в соответствии требований паразита с условиями его существования в данном хозяине и 2) в наличии у паразита

способности в известной мере преодолевать защитные меры хозяина. Хозяинно-паразитная специфичность, складывающаяся в процессе исторического развития паразитов в данном хозяине (или хозяевах) при воздействии на них условий существования, является видовым признаком паразита. Проблема хозяинно-паразитной специфичности нами будет рассмотрена в другой работе. Отсутствие узкой специфичности у паразита дает ему простор в завоевании новых хозяев.

Вопрос о заражаемости животных и человека при различных ущербных физиологических состояниях их организма (при особых функциональных состояниях центральной нервной системы и некоторых ее типологических особенностях, при голодании и авитаминозах, при гипо- и гипертермиях и пр.) довольно широко освещается в литературе. К более детальному рассмотрению всех перечисленных вопросов мы вернемся в специальной работе.

Вопрос о вирулентности и жизненности гельминтов почти не затронут изучением, однако накапливающиеся в литературе факты вполне оправдывают постановку данной проблемы. Мы обращаем внимание на то, что необходимо отличать состояние инвазионности личинок гельминтов от другого свойства, которое мы предлагаем назвать инвазивностью.

Инвазионность личинок — это состояние стадийно предельного развития, которое может быть достигнуто в данных условиях существования (нормальных для определенной стадии развития паразита), это *стадийная готовность к успешному заражению хозяина* (или последующего хозяина). Так, например, личинки трихостронгилид, совершившие метаморфоз в открытой внешней среде, достигшие здесь своего предельного развития, могут заражать хозяина. Такими же инвазионными личинками для соответствующих, последовательно меняющихся хозяев являются корацидии лигулы для циклопа, процеркоид для рыбы, плероцеркоид для птицы.

Инвазивность — это инвазионная активность и агрессивность инвазионных личинок по отношению к данным хозяевам; инвазивность может изменяться под влиянием условий предшествующего развития и жизнедеятельности не только самих личинок, но и предшествующих поколений (пассажи через определенных хозяев, условия существования хозяев, условия существования личинок в открытой внешней среде и т. п.). Ясно, что инвазионные личинки могут быть и неинвазивными, но для инвазивности непременным условием является их инвазионность.

Категории хозяинно-паразитных отношений

К. И. Скрябин и Р. С. Шульц (1937, 1940) сделали попытку классификации известных нам хозяинно-паразитных отношений при гельминтозах, наметив следующие категории: 1) облигатные паразиты и хозяева, 2) факультативные паразиты и хозяева, 3) резервуарные хозяева гельминтов.

Мы в настоящей работе развиваем дальше намеченную классификацию К. И. Скрябина и Р. С. Шульца и в определенных частях ее уточняем.

Мы предлагаем различать следующие категории хозяинно-паразитных отношений:

1. Облигатные хозяинно-паразитные отношения (или системы).
2. Факультативные хозяинно-паразитные отношения (или системы).
3. Абортивные хозяинно-паразитные отношения.
4. Каптивные хозяинно-паразитные отношения.

Резервуарный паразитизм — явление особого порядка, не входящее в данную классификацию, и рассматривается нами в другой статье.

Облигатной хозяинно-паразитной системой мы называем такую, при которой паразит связан со своим хозяином в течение более или менее длительного периода своего эволюционного развития; паразит имеет со своим хозяином закономерные экологические связи; к данному хозяину паразит максимально приспособлен, в нем он наилучшим образом развивается, достигая наибольшей плодовитости и биологического процветания.

В соответствии с предлагаемым определением решение вопроса о принадлежности хозяинно-паразитных систем к категории облигатных или других возможно лишь на основе критериев физиологических, экологических и исторических (филогенетических). Поэтому материалы для суждения о категории хозяинно-паразитных отношений могут быть получены путем экспериментальных, эколого-паразитологических, эпидемиологических, эпизоотологических и широких фаунистических исследований, а также путем изучения возможных путей исторического развития паразита.

Факультативной хозяинно-паразитной системой мы предлагаем называть такую, при которой паразит в хозяине может достигать половозрелости, но наблюдается ограниченная жизнедеятельность паразита, меньшая (по сравнению с облигатной) приживаемость паразита, более длительный срок развития до имагинальной и пропагативной стадии (или до инвазионной стадии), более короткий срок жизнедеятельности и уменьшенная плодовитость (если речь идет о развитии имагинальной стадии). Факультативный паразит не связан с данным хозяином эволюционно или может иметь связь лишь в течение короткого исторического периода, потому взаимоотношения между паразитом и хозяином слабее «отрегулированы» физиологически и не вполне закреплены наследственно. Закономерные экологические отношения (главным образом в форме пищевых связей) между паразитом и хозяином могут отсутствовать.

Факультативные хозяева соответственно этому представляют большее сопротивление развитию и жизнедеятельности паразита, чем облигатный хозяин, т. е. проявляют больший первичный иммунитет. Мы здесь будем иметь (по нашей классификации) ограничивающий иммунитет (см. таблицу).

Как некоторую частную форму факультативных хозяинно-паразитных отношений можно рассматривать такие, которые встречаются редко, спорадически, несмотря на широкие возможности встречи хозяина и паразита. Мы их обозначаем как «спорадические» хозяинно-паразитные отношения. Эта исключительность зависит от наличия у хозяина хорошо выраженной естественной невосприимчивости к паразиту. В этом случае мы имеем, как правило, отсутствие фактора допускающего при нередком наличии фактора осуществляющего.

Абортивными хозяинно-паразитными отношениями мы называем такие, при которых паразит заражает биологически несвойственного ему хозяина, совершает в нем определенный этап развития, но половозрелости (или инвазионности) достигнуть в нем не может.

Каптивными хозяинно-паразитными отношениями мы называем такие, при которых паразит, заражая несвойственного ему хозяина, не может совершать в нем дальнейшего развития и гибнет в его организме в той же отногенетической фазе, в которой он инвазировал организм. При этом он может обусловливать определенную реакцию со стороны хозяина, проявляющуюся в форме тех или иных патологических и иммунологических состояний.

Совершенно очевидно, что перечисленные категории хозяинно-паразитных отношений составляют весьма динамические системы, могу-

Зависимость первичного иммунитета от форм хозяинно-паразитных отношений

Формы хозяинно-паразитных отношений	Формы иммунитета по классификации Э. А. Давтяна и Р. С. Шульца, 1949	Проявления иммунитета
Облигатные	Полное отсутствие иммунитета (редко), чаще ограничивающий иммунитет	Большая приживаемость паразитов, достижение ими половой или инвазионной зрелости в кратчайший срок, наибольшая интенсивность и длительность половой продукции и жизнедеятельности
Факультативные	Ограничивающий иммунитет	Приживаемость и жизнедеятельность паразитов в той или иной степени ограничена (удлинение сроков развития, меньшая интенсивность и длительность половой продукции и жизнедеятельности)
Абортивные	Стабилизующий иммунитет	Развитие паразита начинается, но затем приостанавливается на стадии, предшествующей половой или инвазионной зрелости. Элиминация из организма или инкапсулирование в нем (фагоцитоз или обызвествление). В некоторых случаях возможно заражение новых хозяев при поедании ими первых вместе с приостановившимися в своем развитии гельминтами
„	Барьерный иммунитет	Внедрение паразитов в ткани хозяина и фиксация личинок (в той или иной стадии развития) в тканевых барьерах. Более или менее длительное сохранение жизнеспособности личинок, затем гибель (инкапсуляция, фагоцитоз, обызвествление)
Каптивные	То же	Внедрение личинок в ткани хозяина, сохранение жизнеспособности в течение того или иного срока. Фиксация (инкапсулирование) личинок в тканевых барьерах. Фагоцитоз или обызвествление. В некоторых случаях возможно заражение новых хозяев при поедании ими первых вместе с жизнеспособными личинками
Отсутствие хозяинно-паразитных отношений	Абсолютный иммунитет	Полная невозможность инвазирования (фиксации, внедрения в ткани). Прохождение через пищеварительный тракт (при пероральном внедрении) без развития и без какого-либо воздействия на хозяина

щие при определенных условиях (намеченных в начале статьи) переходить в другие системы. Нетрудно себе представить возможность перехода факультативных хозяинно-паразитных систем в облигатные, абортивных — в факультативные (через спорадические или минуя их), каптивных — в абортивные. Возможно также, что в процессе эволюции произойдет закрепление известных абортивных хозяинно-паразитных отношений, при которых данному хозяину выпадает роль промежуточного хозяина, без которого паразит не сможет уже завершить свое онтогенетическое развитие. Точно так же и каптивные отношения легко могут перейти в резервуарные хозяинно-паразитные отношения.

Из указанных четырех категорий хозяинно-паразитных отношений первые две характеризуются тем, что гельминты в хозяевах завершают свое развитие вплоть до воспроизводительной функции (или до инвазионной стадии), чего не происходит в двух других категориях. Нередко нас интересует только эта сторона дела — могут ли гельминты *полностью развиваться* в данном хозяине и служить источником новых заражений. В этих случаях нам удобно иметь одно, общее обозначение для первых двух категорий и другое — для остальных двух. Поэтому, по чисто практическим соображениям, целесообразно объединить облигатных и факультативных хозяев под общим названи-

ем «настоящих» хозяев (и настоящих паразитов), а абортивных и каптивных обозначать как «чуждых» хозяев (и чуждых паразитов).

Соотношения между категориями хозяинно-паразитных отношений и напряженностью первичного (естественного) иммунитета

Каждой из приведенных выше категорий хозяинно-паразитных систем соответствует известная степень первичного (естественного) иммунитета, классификация которой была нами дана раньше (Давтян и Шульц, 1949; Шульц и Давтян, 1952). Едва ли необходимо подчеркивать, что предлагаемые классификации (как и всякие другие классификации в биологии) имеют относительное значение. Относительность их явствует уже из того, что при одних физиологических состояниях хозяев они могут вести себя как представители одной категории, а при иных физиологических состояниях — как представители другой. Отсюда ясно, что указанная относительность предлагаемых классификаций зависит не только от их возможного несовершенства, но и от самой сути явлений, которые они призваны отобразить.

Заключение

В настоящее время в медицине и ветеринарии практически учитываются главным образом облигатные и факультативные паразиты (в том числе спорадические). Мы допускаем, что многие гельминты из абортивных и каптивных хозяинно-паразитных отношений могут (для данного хозяина) иметь большее значение, чем некоторые изредка встречающиеся у человека и сельскохозяйственных животных факультативные или спорадические паразиты. Достаточно указать, что и чуждые паразиты могут обусловить сенсибилизацию поражаемого организма и вызвать резкие аллергические явления (например, шистозоматидные дерматиды у человека и животных, «эозинофильные инфильтраты» и др.). Дальнейшее изучение вопроса о различных формах хозяинно-паразитных отношений, о биологической сущности и эволюции этих отношений, об их потенциальной и реальной роли в патологии, эпидемиологии и эпизоотологии должно явиться одной из очередных задач теоретической и практической гельминтологии. Необходимо иметь ясное представление о факторах становления свободноживущих организмов паразитами тех или иных хозяев, о факторах становления новых хозяинно-паразитных отношений (исходные положения дал акад. Е. Н. Павловский), могущих возникать «укороченным» путем, о возможном направлении эволюции различных хозяинно-паразитных систем, о потенциальных и реальных резервуарах инвазии, длительно служащих источником заражения человека и животных, и т. д.

Изучение всех этих вопросов позволит практически овладеть проблемой хозяинно-паразитных отношений и имеет конечной целью искоренение (девастацию) гельминтозов человека, сельскохозяйственных и полезных животных, а также предупреждение (профилактику) становления хозяинно-паразитных систем.

Литература

Давтян Э. А. и Шульц Р. С., 1949. Опыт систематизации иммунологических состояний при гельминтозах, Тр. Ереванск. зоовет. ин-та, вып. 9.

Павловский Е. Н., 1946. Условия и факторы становления организма хозяином паразита в процессе эволюции, Зоол. журн., т. XXV, вып. 4.

Скрябин К. И. и Шульц Р. С., 1937. Гельминтозы крупного рогатого скота и его молодняка, Сельхозгиз, М. — 1940. Основы общей гельминтологии, Сельхозгиз, М.

Шульц Р. С. и Давтян Э. А., 1952. Латентные гельминтозы и их эпизоотологическое значение, Тр. Гельминтол. лабор. АН СССР, т. 6.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

НОВОЕ В ИЗУЧЕНИИ БИОЛОГИИ ВОЗБУДИТЕЛЯ МАКРАКАНТОРИНХОЗА СВИНЕЙ

Р. С. ЧЕБОТАРЕВ

Отдел паразитологии Института зоологии АН УССР

Как известно, со времени работ А. Шнейдера (1871), Р. Бляншара (1877), Г. Кайзера (1893), А. Мейера (1928), И. А. Щербовича (1940, 1950) и др. считается общепринятой истиной, что промежуточными хозяевами Macracanthorhynchus hirudinaceus (Pallas, 1781) на территории Европы являются майские жуки Melolontha melolontha Lin. и M. hippocastani Fabr., а также бронзовки Cetonia aurata Lin. И. А. Щербович, в результате своих многолетних исследований, проведенных в Белоруссии, пришел к заключению, что «заражение дефинитивных хозяев возможно только через поедание личинок, куколок и половозрелых жуков рода Melolontha и Cetonia».



Рис. 1. Взрослый жук Oryctes nasicornis, самец (ориг.)

На основе вышеприведенных данных о биологии Macracanthorhynchus hirudinaceus построены все современные представления об эпизоотологии макракантоpинхоза свиней, а также и мероприятия по борьбе с этим опасным заболеванием, кстати говоря, весьма широко распространенным.

При изучении паразитозов сельскохозяйственных животных в условиях Украинского Полесья нами были отмечены в марте и апреле случаи заболевания макракантоpинхозом подсвинков в возрасте 4—5 месяцев, с наличием в их кишечнике половозрелых форм макракантоpинхов, выделяющих яйца. Установлено также заболевание макракантоpинхозом свиней, не выпасавшихся на выпасе. Кроме этого, выявлено наличие молодых форм макракантоpинхов у поросят 1,5-месячного возраста. Эти факты находятся в противоречии с утверждением о развитии макракантоpинхов только в промежуточных хозяевах — Melolontha и Cetonia. Представители этих родов, будучи обитателями почвы открытых стаций, на зиму уходят глубоко в подпочвенные слои и в силу этого бывают недосягаемыми для свиней как в холодное время года, так и в период нахождения свиней в свинарниках; это убедительно свидетельствует о неверности данной теории.

При исследовании на зараженность акантелами M. hirudinaceus личинок и половозрелых форм жуков, собираемых на поверхности почвы и в почве выпасов, выгулов, выгульных двориков, а также

навозохранилищ, навозосвалок, было установлено, что в условиях Украинского Полесья основным промежуточным хозяином этого гельминта являются личиночные стадии жука-носорога Oryctes nasicornis Lin. (рис. 1 и 2). Этот жук проходит 4-летнюю генерацию. Его личинки являются постоянными обитателями навозосвалок, неблагоустроенных навозохранилищ, мусорных куч, а также выгулов, выгульных двориков вблизи свинарников. Личинки этого жука чаще всего располагаются в выгульных двориках и выгулах вблизи изгородей или стен построек в затененных местах, где имеется неуплотненная почва, покрытая навозом или другими разлагающимися органическими веществами. Личинки старших возрастов обычно размещаются в прослойке между навозом и почвой.



Рис. 2. Личиночные стадии Oryctes nasicornis (ориг.)

Степень зараженности личинок жука-носорога личинками M. hirudinaceus в разных хозяйствах, неблагополучных по макраканторинхозу свиней, колебалась от 12,6 до 100% при интенсивности заражения до 74 акантел на одну личинку жука. Обращает на себя внимание, что даже сильно зараженные инвазионными акантелами личинки этого вида жука внешне ничем существенно не отличаются от личинок незараженных. Зараженные личинки носорога были так же хорошо упитаны, имели такой же вес, были активны и жили одинаковые сроки в искусственных неблагоприятных условиях, как и незараженные одновозрастные личинки этого жука.

Слабое реагирование личинок жука-носорога на заражение их молодыми стадиями макраканторинхов, как нам кажется, указывает на длительную сопряженную эволюцию этих организмов.

Выявление личинок Oryctes nasicornis как промежуточных хозяев M. hirudinaceus вполне объясняет механизм заражения поросят (свиней) возбудителем макраканторинхоза зимой, а также указывает на возможность заражения свиней этим возбудителем при содержании их в свинарниках; зараженные личинки жука, обитая круглый год в незамерзающих навозосвалках, неблагоустроенных навозохранилищах и даже вблизи свинарников — на выгульных двориках, заваленных навозом, могут поедаться свиньями в любое время года. Личинки носорога в силу своих эколого-биологических особенностей (обитание на территории свиноводческих ферм, широкое распространение и высокая степень заселенности, легкая доступность животных для инвазирования) играют первостепенную роль в заражении свиней зародышами возбудителя макраканторинхоза.

В доступной нам литературе мы встретили только одно сообщение, в котором обсуждался вопрос о возможности участия Oryctes nasicornis в развитии M. hirudinaceus. Г. Кайзер (1893) на основе своих опытов по искусственному заражению личинок различных жуков яйцами M. hirudinaceus пришел к заключению, что данный жук не является промежуточным хозяином возбудителя макраканторинхоза.

На втором месте по степени зараженности акантелами M. hirudinaceus стоят личинки майских жуков (Melolontha sp.), процент зара-

женности которых колебался в хозяйствах, неблагополучных по макракanторинхозу свиней, от 0,1 до 17%, при интенсивности инвазии до шести акантел на одну личинку жука.

Третье место в числе промежуточных хозяев M. hirudinaceus занимают взрослые жуки — представители рода Geotrupes Latr., процент зараженности которых достигает 3,7%, при интенсивности инвазии — одна-четыре акантелы на одного жука. На четвертом месте находится бороздчатый навозник (Aphodius subterraneus Lin.), процент зараженности которого (взрослых жуков) не превышал 2,9%, при интенсивности инвазии — одна-три акантелы на одного жука.

Жуки Geotrupes и особенно бороздчатые навозники питаются как во взрослом, так и в личиночном состоянии свежими каловыми массами свиней. Это способствует их заражению, несмотря на то, что жуки в течение 1 года совершают все фазы своего развития. Наличие большого количества жуков (особенно Aphodius subterraneus) в местах нахождения свиней (на выпасах, выгулах), доступность их для поедания свиньями делают этих жуков действенным фактором заражения.

А. Шнейдер, Р. Бляншар, С. П. Робермон, И. А. Щербович и др. отрицают возможность участия жуков Geotrupes в качестве промежуточных хозяев M. hirudinaceus; об Aphodius subterraneus литературные данные нам не известны.

Зародыши M. hirudinaceus в теле жуков проходят несколько стадий развития. Нам удалось наблюдать (не считая акантора) четыре стадии: 1) стадия мелкого кокона, 2) стадия палочки, нередко перегнутой пополам, 3) стадия сигары и 4) стадия свободной акантелы (рис. 3, 4, 5, 6, 7). Инвазионная стадия акантелы имеет хорошо развитый хоботок, усаженный хитиновыми крючьями. Имеется хоботковое влагалище, снабженное мускулатурой, дающей возможность личинке произвольно выпячивать и снова прятать хоботок. Акантелы в теле личинок жуков располагаются в задней, вентральной части тела, в жировом теле или на его поверхности, непосредственно под кутикулой личинки. Все стадии акантелы, видимо, развиваются, находясь между кишечной трубкой и кутикулой.

Развитие личиночных стадий M. hirudinaceus происходит и в теле взрослых стадий жуков Geotrupes. У взрослых жуков акантелы располагаются в жировых телах брюшка.

Размеры инвазионных акантел в теле личинок Oryctes nasicornis и личинок Melolontha sp. больше, чем в теле взрослых жуков Aphodius subterraneus; возможно, что это связано с малыми размерами тела самого жука.

Для обнаружения личиночных стадий M. hirudinaceus мы раздавливали взрослых жуков между стеклами компрессория и просматривали под лупой или микроскопом. Предварительно у жука (после определения его вида) удалялись ноги, крылья с надкрыльями, хитиновый покров тела, а мягкие части тела жука укладывались на стекло компрессория. Один компрессорий заряжается сразу тремя-пятью крупными или до 20 мелкими жуками. Выявление акантел M. hirudinaceus в теле взрослых жуков не представляет больших трудностей: хотя гельминт на молодых стадиях развития в теле жука по своей окраске мало отличается от тканей жука, но при небольшом навыке он легко распознается. Обнаружение инвазионных стадий акантел нетрудно.

Часто одновременно жуки бывают заражены личинками M. hirudinaceus и личинками спирурат, так как до 75% Geotrupes и Aphodius в обследованных нами хозяйствах были заражены личиночными стадиями гонгилонем, физоцефалюсов и аскаропсов.

Для обнаружения и подсчета количества акантел в теле личинок жуков мы рекомендуем простой и весьма удобный метод, дающий возможность даже без микроскопа и лупы определять степень за-



Рис. 3. Акантела в стадии мелкого кокона



Рис. 4. Акантела из тела жука в стадии «палочки»



Рис. 5. Акантела из тела жука в стадии «сигары»



Рис. 6. Стадия свободной инвазионной акантелы

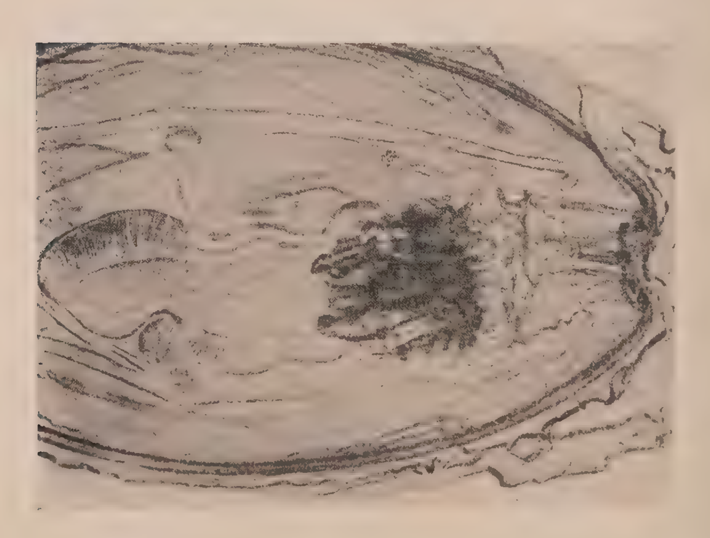


Рис. 7. Стадия свободной акантелы (большое увеличение); хоботок втянут

раженности личинок жуков. После определения видовой принадлежности личинки острыми ножницами отсекают у нее голову и вскрывают кутикулу по вентральной линии. Из задней кишки удаляют каловые массы, а сам кишечник вместе с другими органами жука извлекают из кожно-мышечного мешка и помещают в пробирку или небольшой флакон. Жировое тело и другие ткани скальпелем соскабливают с гиподермы и помещают туда же. Извлеченные ткани жука заливают водой, закрывают пробкой, после чего встряхивают несколько раз для того, чтобы отмыть от тканей личинок M. hirudinaceus; затем содержимое просматривается небольшими порциями в бактериологической чашке или часовом стекле на черном фоне. Крупные акантелы молочного цвета с синеватым оттенком хорошо видны на черном фоне и легко извлекаются из чашки препаровальной иглой; их помещают в пробирку с 70%-ным раствором спирта или 3%-ным раствором формалина, где они могут храниться длительное время.

Доступность, простота и высокая эффективность этого метода дает возможность его широкого применения в производстве как для выявления очагов макракanторинхоза свиней и спируратозов сельскохозяйственных животных, так и для выяснения мест (источников) заражения животных теми или иными возбудителями заболеваний. Этот метод может быть с успехом использован для установления пригодности выпасных угодий и выгулов. Этим методом нам без труда удавалось вскрывать очаги макракanторинхоза, которые не выявлялись при гельминтокопрологических обследованиях свиней.

Установление новых промежуточных хозяев M. hirudinaceus — личинок жуков-носорогов и половозрелых жуков-копробионтов и применение метода ксенодиагностики коренным образом меняют существующие представления о биологии возбудителя макракanторинхоза свиней, эпизоотологии данного заболевания и способах борьбы с ним.

Выводы

1. В условиях Украинского Полесья основным промежуточным хозяином M. hirudinaceus являются личинки жука-носорога (O. nasicornis), обитающие в больших количествах в навозосвалках, навозохранилищах, на выгулах и выгульных двориках вблизи свинарников.
2. Возможность поедания свиньями зараженных личинок жука-носорога имеется в любое время года.
3. В хозяйствах, неблагополучных по макракanторинхозу свиней, степень зараженности личинок жуков-носорогов — от 12,6 до 100%; интенсивность заражения — до 74 акантел на одну личинку жука.
4. Кроме O. nasicornis и майских жуков, промежуточными хозяевами M. hirudinaceus в Украинском Полесье являются представители рода Geotrupes и Aphodius subterraneus. Роль жуков-копробионтов в заражении свиней возбудителем макракanторинхоза значительна.
5. Массовое исследование личинок и половозрелых форм жуков — промежуточных хозяев M. hirudinaceus — на зараженность их личиночными стадиями этого гельминта дает возможность не только выявлять очаги макракanторинхоза, но и устанавливать места в хозяйствах, где свиньи заражаются возбудителем данного заболевания. Исходя из этого, мы рекомендуем описываемые в этой работе методы исследования жуков на зараженность их личинками гельминтов внедрять в производство.

Литература

Щербович И. А., 1940. Макракanторинхоз свиней (докт. дисс.). — 1950. Макракanторинхоз свиней, Ветеринария, № 4.
Marval L., 1905. Monographie des Acantocephales d'oiseaux. Rev. S. Zool., XIII.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ПИТАНИЕ НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ПЛАНКТОННЫХ КОПЕПОД В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ

К. В. БЕКЛЕМИШЕВ

Институт океанологии АН СССР

ВВЕДЕНИЕ

Море занимает 70,8% земной поверхности. Таким образом, бо́льшая часть солнечной радиации приходится на море, и морские (главным образом планктонные) водоросли являются основными продуцентами на Земле. За счет созданного ими органического вещества развивается огромное количество животных, в том числе промысловых рыб и китов. Оценка сырьевой базы морского рыбного промысла невозможна без знания количества и распределения организмов, служащих пищей объектам промысла. Прогнозирование массовых скоплений последних должно включать прогнозирование хода численности и распределения животных, стоящих на промежуточных звеньях в пищевых цепях и осуществляющих передачу веществ и энергии от первичных продуцентов всем остальным консументам. Поэтому важнейшая проблема биологической океанологии — взаимоотношения продуцентов и консументов — представляет не только большой теоретический, но и практический интерес.

Главными продуцентами в море являются диатомеи, а их главными потребителями — копеподы. Поэтому особенно существенным является вопрос о биоценотических связях между популяциями планктонных диатомей и копепод и о причинах, определяющих пространственные взаимоотношения этих популяций. Главными связями между зоо- и фитопланктоном являются связи трофические, а поэтому мы уделили особое внимание питанию копепод, в частности — роли диатомей в качестве пищи копепод. Ввиду преобладающей роли диатомей и копепод в качестве первых членов пищевых цепей пелагиали картина их взаимоотношений, которую мы пытаемся дать, составляет значительную часть общей картины взаимоотношений зоо- и фитопланктона.

Мы занимались изучением питания главным образом старших (IV—VI) копеподитных стадий мезопланктонных[1] копепод (Calanus finmarchicus, C. tonsus, C. cristatus, Eucalanus bungii, Metridia pacifica и M. ochotensis). Относительно питания младших копеподитных стадий имеются лишь единичные наблюдения. Материал был получен из весеннего и осеннего беринговоморских и летнего и осеннего охотоморских рейсов экспедиционного судна Института океанологии АН СССР «Витязь». Нами сосчитаны водоросли из кишечников 755 копепод.

---

[1] О термине см. В. Г. Богоров, 1948.

МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ КОПЕПОД

Питание копепод изучалось по материалу, фиксированному 4%-ным формалином двумя способами.

1. Рачков вскрывали, кишку извлекали, переносили иголкой на чистое предметное стекло и рассматривали под иммерсией. От выдавливания содержимого и «расщипывания» кишки (применявшегося с успехом Г. Н. Мироновым, 1941, и О. М. Кожовой, 1953) мы воздерживались, так как нас интересовало естественное расположение различных видов пищи внутри комка. Для приблизительного восстановления числа находящихся в кишке изломанных диатомовых створок и щетинок Chaetoceros мы пересчитывали обломки и устанавливали их средний размер. Далее, зная размер соответствующего вида диатомей, вычисляли число створок или щетинок, а исходя из него, — количество съеденных клеток, послуживших исходным материалом для обнаруженных в кишке обломков.

2. Исследуемых рачков помещали в центрифужные пробирки, куда наливали по несколько миллилитров концентрированной серной кислоты. После этого пробирки нагревали до закипания кислоты. Через 10—20 мин. кипячения, когда в пробирках не оставалось видимого на глаз оформленного содержимого, туда добавляли кристаллическую натронную селитру (до просветления жидкости). Затем пробирки остужали, содержимое нейтрализовали аммиаком, центрифугировали и доводили до объема в 0,5 мл. Счет диатомей производился в камере Ножотта. Так как створки диатомей не растворяются даже при длительном нагревании до 100° в щелочной среде, описанная процедура разрушить их не могла. У обработанных таким способом диатомей сохранялась в целости структура створок, что свидетельствует об отсутствии даже слабого растворения. Теряться могли лишь мелкие обломки клеток. После сжигания диатомовая клетка обычно распадается на эпи- и гипотеку. Это обстоятельство надо всегда иметь в виду, чтобы не принять одну створку за целую клетку.

Кислотное сжигание позволяет полностью учитывать диатомей, но, будучи доведено до конца, совершенно уничтожает перидиней и детрит. Его применение было признано возможным по двум причинам: 1) нас интересовали в первую очередь взаимоотношения копепод именно с диатомеями, а сжигание убыстряет счет диатомей по сравнению с прямым счетом в пищевом комке по крайней мере в 10 раз; 2) сжигание не было единственным методом. Счет других съеденных организмов и наблюдение за состоянием пищи в кишке проводились in situ. Этим устранялась односторонность счета после сжигания.

Далее скоро было замечено, что сходство в питании копепод (принадлежащих к тому же виду и стадии) одного улова очень велико (ср. Dakin, 1908). Поэтому мы сочли достаточным вскрывать (сжигать) из каждой пробы не более пяти-десяти особей каждого сорта. Для вскрытия (сжигания) мы брали рачков без всякого выбора, а не только имеющих видимую пищу в кишке, как это делали некоторые исследователи. Использованный нами материал был фиксирован формалином сразу после поимки. Возможно, что часть рачков выделяла в момент фиксации фекальные комки, в результате чего данные по питанию могут оказаться заниженными. В момент фиксации наблюдений за выделением комков не проводилось, но в фиксированном материале несколько раз были обнаружены рачки, имеющие комок, заходивший в заднюю кишку и даже торчавший в анус (свободный конец, конечно, всегда был оторван). Значит, выделение комков в момент фиксации у части рачков имеет место, хотя прерывается иногда гибелью рачка. Д. Голд (Gauld, 1953) тоже отмечает, что различная, а иногда заметная часть калянусов выделяет фекальные комки в момент фиксации. Из этого, в частности, следует, что обычно выделяет комки лишь малая часть рачков. Наши данные вполне согласуются с мнением Д. Голда.

Таблица 1

Средняя часть средней кишки (область формирования фекальных комков)	Передние отделы кишечника		Всего
	пища есть	пищи нет	
Пища есть	39	24	63
Пищи нет	16	85	101
Всего . .	55	109	164

В табл. 1 показаны соотношения между числом особей, представляющих различные сочетания заполненности переднего и заднего отделов кишечника (из 164 копепод разных видов, главным образом старших стадий, взятых со станций как с большим, так и с малым количеством фитопланктона). Отделы средней кишки Calanus схематически показаны на рис. 1. Содержащими пищу считались только особи, имевшие хорошее наполнение хотя бы одного из отделов кишечника. Отдельные диатомовые клетки или мелкие комочки детрита часто остаются на кишке после эвакуации основной массы кишечного содержимого, и считать отдел кишечника содержащим пищу на основании нахождения там этих застрявших частиц было бы неправильно.

Из табл. 1 видно, что среди 55 рачков, имеющих пищу в передних отделах кишечника (активно питавшихся в момент поимки), у 39 (70,9%) имеется, кроме того, и фекальный комок, а у 16 (29,1%) его нет. В число особей, не имеющих фекального комка, могут входить особи по крайней мере трех категорий: 1) недавно начавшие питаться и еще не успевшие образовать комка; 2) только что дефецировавшие естественно и 3) дефецировавшие искусственно, под влиянием формалина. Даже если считать две первые категории равными нулю, процент искусственно дефецировавших особей не превышает 29,1%, или, грубо говоря, одной трети. Для такого допущения оснований нет, и, следовательно, процент искусственно дефецировавших рачков менее 29%. Для более точной оценки данных пока нет.

Для количественной оценки питания копепод мы вычисляли индексы наполнения кишечника в продецимилле (Богоров, 1934) и процентное отношение веса съеденной за 1 сутки пищи к весу рачка. При определении веса рачков мы пользовались данными Е. А. Лубны-Герцык (1953) и М. М. Камшилова (1951), при определении веса диатомей — данными Г. И. Семиной для диатомей Берингова моря.

СПОСОБ ПИТАНИЯ. ПРИГОДНОСТЬ ДИАТОМЕЙ В КАЧЕСТВЕ ПИЩИ КОПЕПОД

Основным способом добывания пищи так называемых растительноядных копепод является фильтрация. Рачок производит быструю вибрацию антенн II, мандибулярных пальп и максилл I, в результате чего возникает «пищевой» ток воды, которая фильтруется через неподвижные максиллы II, в то время как сам рачок медленно движется вверх (реактивное движение). Потом он останавливается и медленно опускается, затем снова, фильтруя, поднимается и т. д. Такое поведение наблюдается и в эксперименте, и в море (Bainbridge, 1952, 1953).

Таким образом, фильтрующие рачки принимают пищу отдельными порциями. При неоднородности фитопланктона это сказывается и на структуре пищевых комков: в этих случаях они отчетливо состоят из нескольких частей, отличающихся по своему составу. Внутри каждой части состав бывает довольно однороден.

Наблюдая за содержавшимися в стеклянных цилиндрах черноморскими Calanus helgolandicus, мы заметили, что последние (особенно в бедной воде), держась у дна, тычутся головой в дно сосуда, взмучивают при этом детрит и другие частицы, отфильтровывают этот материал и заглатывают, формируя из него фекальные комки обычного вида. Взмучивание со дна пищи и последующее ее отфильтровывание описано у C. finmarchicus и у дафний (Гаевская, 1949; Lebour, 1922).

По нашим наблюдениям, пелагические копеподы, пойманные над мелководьем в нижних горизонтах воды, иногда имели в кишечниках донных диатомей, вроде Diploneis subcincta, Rhabdonema arcuatum, Licmophora sp. и др. Донных диатомей в кишечниках пелагических копепод находил также Ч. Лау (Lowe, 1936).

Иногда вскрываемые нами рачки имели в кишечнике много минеральных частиц, сходных по размерам с диатомеями. В этих случаях обычно оказывалось, что в горизонте, где были пойманы эти рачки, находится (по сообщению А. П. Лисицына) и максимум мутности. Тут взмучивание, конечно, являлось следствием физических причин, и рачки отфильтровывали уже готовую взвесь. В отношении же донных диатомей остается открытым вопрос, взмучены ли они так же, как и минеральные частицы, или же самими съевшими их рачками.

По нашим данным и по данным Г. Н. Миронова (1941), К. Эстерли (Esterly, 1916), М. Лебур (Lebour, 1922) и С. Маршалл (Marshall, 1924), Calanus могут поедать других рачков. При этом они, конечно, не фильтруют, а хватают добычу. Самый акт никем не описан.

Итак, преимущественно растительноядные мезопланктонные копеподы могут добывать пищу фильтрованием (тип питания пасущегося животного) и хватанием отдельных особей (тип питания охотящегося

животного)[2]. Фильтрование может происходить в толще воды и у дна. Преобладающим типом питания является отфильтровывание водорослей из толщи воды. Таким образом, изученные нами копеподы являются преимущественно растительноядными — по составу пищи и преимущественно фильтраторами — по способу добывания пищи. «Растительноядными» мы называем их в некоторых местах для краткости.

Отфильтрованная пища подается ко рту эндитами максилл II и щетинками максиллипед. Тут, в зависимости от размера пищевых частиц, она может подвергаться различной обработке. Крупные диатомеи, такие, как Coscinodiscus, Thalassiothrix, большие Rhizosolenia, а по мнению В. Дэйкина (Dakin, 1908), — также и Ceratium, ломаются мандибулами, причем важную роль играют кремневые зубцы мандибул (К. В. Беклемишев, 1954). Rhizosolenia обычно сохраняется в кишках в виде кончиков клеток, но иногда почти целиком. Gaidius sp. и Gaëtanus minor (в отличие от большинства изученных нами копепод), повидимому, проглатывают вместе с протоплазмой также и большую часть обломков створок съеденных ими крупных диатомей. У особей этих видов в кишках бывает много остатков диатомей, а одна из вскрытых нами особей G. minor V копеподитной стадии имела в кишке обломки 65 клеток Coscinodiscus oculus-iridis.

Calanus и Eucalanus обычно имеют в кишках лишь единичные обломки Coscinodiscus, но в переднем отделе кишечника у них в этих случаях бывает иногда заметна масса протоплазмы с характерными хроматофорами Coscinodiscus. Ломая створки, эти рачки съедают клеточное содержимое, а обломки створок отбрасывают, как ореховую скорлупу; лишь немногие обломки попадают в кишечник.

На просмотренных нами мембранных фильтрах, через которые А. П. Лисицын (лаборатория морских отложений Института океанологии) отфильтровывал сестон, регулярно на самых различных горизонтах попадались обломки диатомей, преимущественно Coscinodiscus и спор Bacterosira. Повидимому, они являются незаглоченными обломками оболочек съеденных копеподами водорослей.

Очевидно, что в питании большинства растительноядных копепод крупные диатомеи играют более важную роль, чем можно было бы думать, судя лишь по количеству находимых в кишках обломков этих водорослей.

Более мелкие водоросли, такие, как Thalassiosira, Fragilaria, Sceletonema, Chaetoceros и даже Biddulphia и мелкие Coscinodiscus, проглатываются целиком, или же их клетки и колонии повреждаются мандибулами лишь незначительно. Шипы, рога и щетинки, коими снабжены многие диатомеи, не являются препятствием для поедания их копеподами. Это становится понятным, если вспомнить, что шипы и другие придатки диатомей являются в первую очередь приспособлениями для парения, а не защитными приспособлениями. Старшие копеподиты мезопланктонных рачков без труда целиком заглатывают диатомовые цепочки. Даже Corethron hystrix и состоящие из четырех-пяти клеток цепочки Chaetoceros concavicornis со всеми щетинками попадались мне неповрежденными в передней кишке Calanus. Поедание Chaetoceros калянусами отмечали еще В. Дэйкин (1908) и С. Маршалл (1924). Позднее эти данные были забыты, и многие авторы, как отечественные, так и иностранные, писали о непригодности Chaetoceros в пищу рачкам из-за наличия шипов.

Отфильтрованные водоросли склеиваются выделениями лабральных желез и попадают через пищевод в секретирующий отдел средней

---

[2] Классификация типов питания по В. Н. Беклемишеву (1952).

кишки. В слепой головной выросте пища почти никогда не попадает. Согласно Р. Бонду (Bond, 1934), Calanus finmarchicus имеет ферменты для переваривания жиров, протеинов и крахмала. Углеводы расщепляются энергичнее, чем протеины. Экстракт из копепод переваривает диатомей, бактерий и — хотя бы частично — зеленых жгутиконосцев. Пищеварение у копепод исключительно полостное.

В передней части секретирующего отдела средней кишки часто удается видеть диатомей с неповрежденным клеточным содержимым. В задней части секретирующего и во всасывающем отделе обычно находятся пустые и чистые, как после прокаливания, клетки. Содержимое в них отсутствует, даже если они не распались на эпи- и гипотеку. Пищеварительные соки рачка и переваренная плазма водорослей диффундируют через оболочку. Не перевариваются в кишках копепод только покоящиеся споры Melosira (по нашим данным) и Chlorella stigmatophora (Marshall a. Orr, 1952).

Створки более крепких из заглоченных целиком диатомей проходят через кишечник копепод неповрежденными. Более хрупкие и менее компактные клетки, вроде Chaetoceros, разламываются перистальтикой средней кишки рачков, которую легко наблюдать прижизненно. Правилом является бо́льшая изломанность диатомей в задней части средней кишки по сравнению с передней ее частью. Так, щетинки хетоцеров, целые в передней части средней кишки, в задней ее части оказываются наломанными на кусочки около 15 μ длиной и упакованы в окутанный слизью фекальный комок. Створки Chaetoceros разрушаются очень легко, и в задней части средней кишки от них не остается никаких заметных остатков.

Таким образом, диатомеи, пройдя через кишечники рачков, оказываются сильно изломанными. Сильно изломаны они бывают и в морских осадках (Забелина, 1953; Hart, 1942, и др.). В илах обычно обнаруживаются те же диатомеи, которые (хотя и изломанные) сохраняются в кишках рачков. Вероятно, причиной изломанности диатомей в осадках является разламывание съевшими их рачками, а не «тот длинный путь, который пришлось им проделать при опускании на дно сквозь значительную толщу воды» (Забелина, 1953, стр. 180—181). Самое опускание диатомей вызвать их переламывание, конечно, не может. Точно так же не переламываются целые диатомеи в процессе водного механического анализа грунтов; последнее обстоятельство было специально выяснено нами вместе с З. И. Ивановой (лаборатория морских отложений). Что касается ситового анализа (проведенного по нашей просьбе Т. В. Сечкиной), то он ведет к большому повреждению диатомей.

Сказанное заставляет обратить внимание на роль выедания диатомей копеподами в процессе накопления остатков в море.

В кишечниках копепод хорошо сохраняются скелеты силикофлагеллат. От кокколитофорид остаются кокколиты. Панцыри перидиней сохраняются очень хорошо. Голые перидинеи, конечно, сохраняются в кишках очень редко, но и они все же иногда встречались и нам, и С. Маршалл (1924). Домики тинтиннид сохраняются в кишечниках рачков хорошо. От съеденных ракообразных в кишечниках копепод обычно остаются щетинки и челюсти. Малое количество оформленных остатков от съеденных рачков, очевидно, объясняется тем, что последние не поедаются целиком, а высасываются. Высасывание поедаемого рачка циклопами подробно описывает Т. М. Мешкова (1953).

Через секретирующий отдел кишечника пища проходит довольно быстро. В средней части всасывающего отдела средней кишки, где формируется фекальный комок, она задерживается дольше. В связи с этим большая часть пищи, находимой в кишках копепод, обычно

входит в состав фекального комка, формируемого в области последних торакальных сегментов. Это относится ко всем изученным нами видам и упоминается у С. Маршалл (1924) в отношении Calanus finmarchicus.

При обилии пищи Calanus выделяет по фекальному комку через каждые 20 мин. (Harvey, 1950). Сходные темпы прохождения пищи через кишечник Calanus следуют и из данных Е. Реймонта и Ф. Гросса (Raymont a. Gross, 1942). В бедной фитопланктоном воде при 16—17° Calanus helgolandicus (по нашим наблюдениям) выделяет пищу, содержавшуюся в его кишке к моменту пересадки в бедную воду, примерно через 2 часа. Через 1—2 часа выводилась большая часть пищи и у С. finmarchicus (Gauld, 1953). Лишь отдельные диатомовые клетки, их обломки или мелкие комочки детрита иногда остаются после эвакуации основной массы кишечного содержимого еще в течение нескольких часов. Неусваиваемые остатки выделяются быстро и полностью. Таким образом, нет оснований считать, что у копепод быстро усваивается и потому мало заметна в кишечнике какая-то другая пища, а слабо поедаемые, но медленно выводимые диатомеи загромождают кишечник и создают ложное впечатление, что они поедаются в больших количествах. На самом деле, как видно из сказанного, диатомеи, действительно, во множестве поедаются и хорошо усваиваются копеподами.

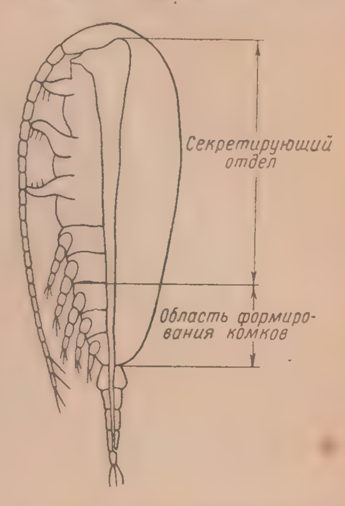


Рис. 1. Отделы средней кишки калянуса (использован рисунок из В. А. Яшнова, 1948)

«ИЗБЫТОЧНОЕ ПИТАНИЕ»

При увеличении количества пищи многие животные начинают поедать ее в большем количестве, чем могут усвоить. С увеличением количества фитопланктона наполнение кишечников растительноядных

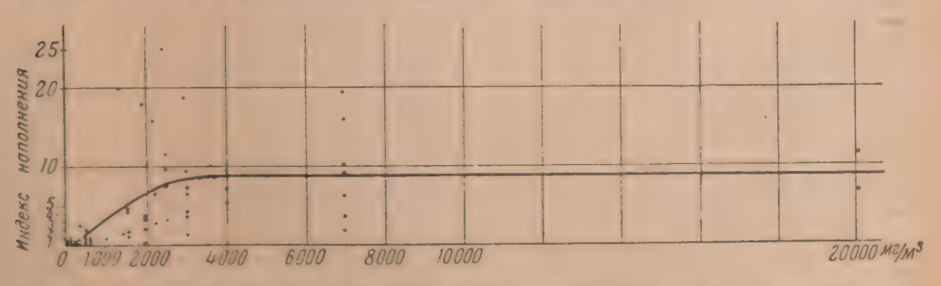


Рис. 2. Зависимость индекса наполнения кишки растительноядных копепод (‰) от биомассы фитопланктона (мг/м³). Кривая проведена по средним значениям индекса, наблюдаемого при каждой данной биомассе водорослей

копепод сначала тоже возрастает, а потом становится стабильным (рис. 2), но зато ухудшается перевариваемость пищи. При биомассе фитопланктона, измеряемой граммами в 1 м³, фекальные комки питающихся им рачков обычно содержат окрашенный растительными пигментами «детрит» и даже непереваренные клетки водорослей с неповрежденными хроматофорами. В то же время бóльшая часть входящих

в состав таких комков клеток уже лишена содержимого. Дело не в том, что непереварившиеся клетки не годны в пищу, а в том, что они проходят через кишечник так быстро и в составе такого большого пищевого комка, что не успевают подвергнуться действию ферментов.

«Избыточное питание» морских копепод наблюдается в природе во время «цветения» и при обильном кормлении в эксперименте.

Данные К. Люкаса (Lucas, 1936), Г. Гарвея, Л. Купера, М. Лебур и Ф. Ресселя (Harvey, Cooper, Lebour a. Russell, 1935), Г. Гарвея (Harvey, 1950) и Г. Райли (Riley, 1947) показывают, что в периоды «избыточного питания» морской растительноядный (преимущественно копеподный) зоопланктон уничтожает в сутки без пользы для себя пищу в количестве 20—30% собственного веса.

Материала для количественной оценки «избыточного питания» пока мало, но имеющиеся полевые и лабораторные данные хорошо между собой совпадают. Из них следует, что количество бесполезно уничтожаемой копеподами пищи невелико, особенно при сравнении с другими водными животными, например с личинками хирономид, которые могут потреблять при избыточном кормлении в несколько сот раз больше пищи, чем им требуется.

Наибольшее встреченное нами наполнение кишечника диатомеями (у Calanus tonsus IV стадии — во время весеннего «цветения») соответствовало суточному рациону, равному половине веса тела рачка. Хищный Cyclops strenuus может при обилии пищи съедать ее в количестве до 66% собственного веса в сутки, C. viridis — до 37,8% (Богатова, 1951). Эти величины близки к величинам рационов морских копепод.

«Избыточное питание» отмечено также и у других копепод, кладоцер, остракод, водных личинок насекомых (Culicidae, Chironomidae, Heleidae, Simuliidae), гидракарин и других животных, как хищных, так и травоядных.

Таким образом, в периоды избыточного питания морские грунты получают в составе фекалий копепод заметные количества органического вещества, и донные сообщества оказываются связанными с планктонными рачками трофической связью типа облегчения доступа к пище (в данном случае — копрофагия)[3].

СОСТАВ ПИЩИ

Состав пищи растительноядных копепод прежде всего зависит от состава фитопланктона. В каждый сезон в пищевом комке рачков доминируют те виды водорослей, которые доминируют в это время

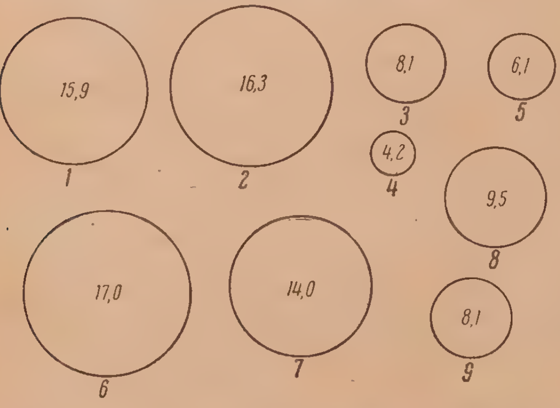


Рис. 3. Питание некоторых копепод при большом обилии фитопланктона весной в Беринговом море. Диаметр круга пропорционален индексу наполнения кишечников. Пища состоит исключительно из диатомей

1 — Calanus tonsus, III (индекс — 15,9), 2 — C. tonsus, IV (16,3), 3 — C. tonsus, V (8,1), 4 — C. finmarchicus ♀, VI (4,2), 5 — C. cristatus, IV (6,1), 6 — C. cristatus, V (17,0), 7 — Metridia pacifica ♀, VI (14,0), 8 — Eucalanus bungii, V (9,5), 9 — E. bungii ♀, VI (8,1)

в планктоне. Обычно в кишечниках преобладают сравнительно мелкие диатомеи, преобладающие и в море. Такой ход событий единогласно подтверждают все авторы, где бы и с какими бы растительноядными

[3] О терминах см. В. Н. Беклемишев (1951).

копеподами они ни работали. Та же картина наблюдалась в общих чертах и в нашем материале.

В фитопланктоне дальневосточных морей преобладают диатомеи; чаще всего встречаются они и в кишечниках копепод. Другие виды пищи встречаются реже и в меньших количествах (рис. 3 и 4). Чем теплее море, тем бóльшую роль играют там в питании копепод перидинеи и кокколитофориды. Последние попадались нам в составе пищи копепод лишь в южной части Охотского моря; то же относится и к Exuviaella.

Табл. 2 дает понятие о том, какие виды водорослей были встречены в кишечниках разных видов и стадий изученных нами копепод. Копеподитные стадии отмечены цифрами; названия рачков сокращены следующим образом: Calanus tonsus — C. t., C. finmarchicus — C. f., C. cristatus — C. cr., Eucalanus bungii — E. b., Metridia ochotensis — M. och., M. pacifica — M. p., Pseudocalanus elongatus — Ps. el.[4].

Кроме приведенных в табл. 2, в кишечниках различных рачков найдены следующие водоросли: 1) Amphiprora hyperborea — у Calanus

Таблица 2

Водоросли, обнаруженные в кишечниках копепод

Водоросль	C. t.				C. f.		C. cr.		E. b.			M. och.		M. p.	Ps. el.
	II	III	IV	V	V	VI	IV	V	IV	V	VI	IV	VI	VI	VI
Chaetoceros atlanticus	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
Ch. compressus	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—
Ch. concavicornis	—	—	+	+	+	+	—	+	—	—	+	+	+	+	—
Ch. constrictus	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ch. convolutus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Ch. debilis	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—
Ch. decipiens	—	—	—	+	+	—	+	+	—	—	+	—	—	+	—
Ch. furcellatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Ch. septentrionalis	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ch. socialis (споры)	—	—	+	+	—	—	+	+	—	+	+	+	—	+	—
Ch. subsecundus	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
Ch. spp.	—	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+
Corethron hystrix	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
Coscinodiscus curvatulus var. odontodiscus	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—
C. marginatus	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
C. oculus-iridis	—	—	+	+	—	—	+	—	—	+	+	—	+	+	—
C. subtilis	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. spp.	—	+	+	+	+	—	—	+	—	+	+	+	—	+	—
Denticula marina	—	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	—
Fragilaria oceanica	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
Navicula spp.	—	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+	+	—	+	—
Rhizosolenia alata	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
Rh. hebetata	—	—	+	—	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+	—
Thalassionema nitzschioides	—	—	+	+	—	+	—	—	—	+	+	—	—	+	—
Thalassiosira decipiens	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
Th. excentrica	—	+	+	+	—	—	—	+	+	—	+	+	+	—	—
Th. gravida	—	+	+	+	—	+	+	—	+	+	+	—	—	+	—
Th. hyalina	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—
Th. Nordenskiöldii	—	+	+	+	—	—	+	+	—	+	+	+	—	+	—
Th. spp.	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	+	+	+
Thalassiothrix longissima	—	—	—	+	+	—	+	+	+	—	+	—	+	—	—
Distephanus speculum	—	+	+	+	—	—	—	+	+	—	+	+	+	—	—

[4] За любезную консультацию при определении диатомей, которой я в ряде случаев имел возможность пользоваться, я рад выразить благодарность А. П. Жузе, Г. И. Семиной, Л. И. Смирновой и П. И. Усачеву.

tonsus, IV, C. cristatus, IV; 2) Bacterosira fragilis — у C. tonsus IV, V, Eucalanus bungii, VI; 3) Biddulphia aurita — у C. tonsus, IV, V, C. cristatus IV, V, E. bungii, V, VI, Metridia pacifica, VI; 4) ? Cyclotella sp. — у C. tonsus, V, E. bungii, V; 5) Diploneis subcincta — у C. tonsus, V, E. bungii VI, M. pacifica, VI; 6) Gomphonema sp. — у E. bungii, V; 7) Licmophora sp. — у C. tonsus, IV; 8) Melosira arctica и M. sulcata — у C. tonsus, V, C. finmarchicus, VI, E. bungii, V; 9) Pleurosigma sp. — у E. bungii, V; 10) Rhabdonema arcuatum — у C. tonsus, IV; 11) Exuviaella (baltica?) — у C. tonsus, II, III, IV, V, C. cristatus, V, M. ochotensis, VI; 12) Gymnodinium sp. — у C. tonsus, III; 13) Dinophysis acuta — у C. cristatus, V; 14) Dinophysis sp. — у E. bungii, VI; 15) Peridinium sp. (и споры) — у C. tonsus, V, C. finmarchicus, V, C. cristatus, V, M. ochotensis, VI; 16) Coccolithus Huxleyi (?) — у C. tonsus, IV; 17) Ulothrix sp.[5] — у C. finmarchicus, VI. Под сомнением находится обнаружение остатков Ceratium longipes у C. tonsus, V.

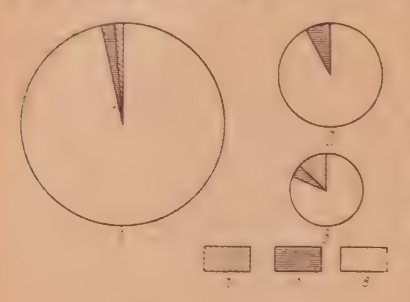


Рис. 4. Питание некоторых копепод при большом обилии фитопланктона летом в Охотском море. Диаметр круга пропорционален индексу наполнения кишечников

а — тинтинниды, *б* — перидинеи + кокколитины + силикофлагеллаты, *в* — диатомеи; *1* — Metridia ochotensis ♀, VI (17,0), *2* — Calanus tonsus, IV (8,3), *3* — C. tonsus, III (5,7)

В составе пищи исследованных нами копепод обнаружено не менее 50 видов водорослей, из них не менее 40 видов диатомей. Примерно еще столько же указывают другие авторы.

Кроме того, в кишечниках копепод обнаружены остатки рачков, домики тинтиннид и глобигерины, а также детрит. Наконец, в опыте нескольким авторам удавалось кормить Calanus и других копепод культурами голых жгутиконосцев, которые быстро разрушаются и при вскрытиях взятых из природы рачков не могут быть опознаны.

ПИЩЕВАЯ ЦЕННОСТЬ РАЗЛИЧНОЙ ПИЩИ КОПЕПОД

1. Голые жгутиконосцы размером до 10—15 μ

Е. Реймонт и Ф. Гросс (1942) нашли, что выживание Calanus finmarchicus в культурах при кормлении одними жгутиковыми было хуже, чем при кормлении одними диатомеями. Жгутиковые относились к зеленым и хризомонадам, но точнее определены не были. Chlamydomonas sp. оказалась полноценной пищей. Авторы полагают, что при кормлении наннопланктоном Calanus просто не может нафильтровать достаточного количества пищи. Это предположение правдоподобно, но, может быть, роль играет не только размер водорослей: полноценная Chlamydomonas лишь немногим крупнее водоросли «Н», оказавшейся менее удовлетворительной пищей.

С. Маршалл и А. Орр (Marshall a. Orr, 1952) подтвердили пригодность в пищу Calanus хламидомонады, но хризомонада Dicrateria inornata Parke (5 μ) и криптомонада Hemiselmis rufescens Parke (8 μ) оказались в пищу совсем непригодными. Рачки ели их в малом количестве и чувствовали себя при кормлении этими жгутиковыми не лучше, чем при голодании. Опыты С. Маршалл и А. Орра не дают повода полагать, что плохое состояние рачков в этих случаях было результатом какой-нибудь другой причины, а не плохого корма. Следовательно, можно думать, что неполноценностью пищи, состоящей из мелких жгутиковых, объясняется худшее выживание Calanus и в опытах других авторов, применявших этот вид корма.

Для взрослых растительноядных копепод в пищу пригодны не все из изученных в этом отношении голых жгутиковых. Может быть, их роль в питании копепод до сих пор преувеличивалась.

---

[5] Определение П. И. Усачева.

2. Бактерии

[illegible] в сутки не более 100 мл воды (о чем см. ниже), добывали бы [illegible] Дж. Фуллер и Дж. Кларк [illegible] ные, были недостаточны для роста и развития Calanus.

Бактерии настолько малы, что даже при очень большой плотности населения в них содержится ничтожное количество вещества.

Нет никаких оснований думать, что бактерии в основной массе являются для копепод малопитательным или трудноусваиваемым кормом; наше допущение об их малоценности вполне правдоподобно. Однако другое сделанное выше допущение — о том, что копеподы могут улавливать всех содержащихся в обловленной воде бактерий, — далеко от истины. О. М. Кожова (1953) в прекрасной работе по питанию Epischura baicalensis (Calanoidea) показала, что этот рачок улавливает далеко не всех бактерий из обловленного им объема воды.

Изученные нами копеподы вообще являются грубыми фильтраторами, и уловистость их фильтрующего аппарата по отношению к мелким объектам ничтожна. Наоборот, кладоцеры — тонкие фильтраторы и легко используют в качестве пищи даже бактерий, многие из которых в чистых культурах являются для дафний достаточной пищей (Родина, 1950). Для изученных нами копепод только бактерии достаточной пищей, как мы видели, не являются.

Таким образом, следует согласиться с формулировкой Л. Кроушея (Crawshay, 1915): «Роль бактерий в питании копепод так мала, что ею можно пренебречь».

3. Детрит

Согласно О. М. Кожовой (1953), Epischura детрит не ест. По А. Г. Родиной (1950) один детрит (как животный, так и растительный) для дафний недостаточен. Наши данные показывают, что дальневосточные копеподы детрит усваивают плохо: его количество в задних отделах кишки по сравнению с передними убывает слабо. Очевидно, сам по себе детрит не обладает большой пищевой ценностью.

4. Перидинеи и кокколитины

Опыты С. Маршалл и А. Орра (1952) с Peridinium [illegible] показали, что перидинеи и кокколитины являются для Calanus finmarchicus не худшей пищей, чем хламидомонады и диатомеи.

5. Диатомеи

Во время массового развития диатомеи [illegible] моря, при котором их биомасса достигает иногда нескольких граммов и даже десятков граммов в 1 $м^3$. В это же время происходит [illegible] форм растительноядного зоопланктона.

Экспериментальные данные Е. Рэймонта и Ф. Гросса (1942) и С. Маршалл и А. Орра (1952), касающиеся Nitzschia closterium («minutissima»), Chaetoceros pseudocrinitus, Sceletonema costatum, Ditylum Brightwelli, Coscinodiscus centralis, Lauderia borealis и Rhizosolenia delicatula, показали, что диатомеи являются лучшей пищей для выживания, роста и яйцекладки Calanus finmarchicus. При питании ими выживание Calanus лучше всего и число отложенных яиц больше всего.

Особенно важны диатомеи для дозревания яиц у готовящихся к нересту самок Calanus finmarchicus. При обилии пищи (согласно Marshall a. Orr, 1952) самка C. finmarchicus начинает кладку через неделю после оплодотворения. Если же пищи нет, редукционного деления не наступает и кладки не происходит. В море яйца Calanus появляются в больших количествах лишь после начала «вспышки» развития диатомей. Если приступившую к яйцекладке самку лишить пищи, она прекращает кладку и возобновляет ее только при возобновлении обильного кормления.

Необходимость обильного и полноценного питания кладущих самок делает понятным, почему нерест перезимовавшей генерации Calanus finmarchicus непременно связан с весенним диатомовым «цветением».

A priori не очевидно, что пища, стимулировавшая нерест, будет пригодна и для подрастающей молоди. Некоторые данные показывают, однако, что дело обстоит именно так. По нашим данным, II копеподитная стадия Calanus tonsus может ломать и поедать даже такую крупную диатомею, как Coscinodiscus marginatus. В кишках III копеподитной стадии Calanus tonsus обнаружено 10 видов диатомей, в том числе Coscinodiscus, Thalassiosira, Fragilaria и крупные виды Chaetoceros. С. Маршалл и А. Орр (1952) указывают на поедание II копеподитом Calanus finmarchicus крупного Coscinodiscus centralis. Ч. Лау (1936) указывает в составе пищи «смеси мелких копепод» 21 вид диатомей. Науплии C. finmarchicus могут поедать Nitzschia closterium и Sceletonema costatum (Allen a. Nelson, 1910; Raymont a. Gross, 1942).

Таким образом, диатомовые в период «цветения», повидимому, могут служить пищей не только кладущим самкам, но и молоди следующей генерации. При этом существенно, что и для кладки и для выживания копепод особенно благоприятны диатомеи.

С. Маршалл, А. Николлс и А. Орр (Marshall, Nicholls a. Orr, 1934) считают диатомей важной пищей для молоди Calanus. По их данным, весенний максимум диатомей и последующие более мелкие максимумы совпали с тремя главными периодами размножения Calanus, так что появившиеся науплии имели богатую пищу. Науплии, вышедшие из яиц в апреле, «оказались без диатомей, и им не удалось развиться в копеподитов. Это показывает, что успех или неудача поколения зависит от наличия или отсутствия диатомей во время ранних стадий развития. Остальные компоненты микропланктона (преимущественно мелкие флагелляты), хотя временами многочисленны, не обнаруживают связи с периодами размножения или выживанием» (стр. 817).

Находящийся в копеподах жир, по данным ряда авторов, образуется при поедании ими диатомей.

В периоды малочисленности диатомей рачки вынуждены переходить на замещающие корма. Летом качественно полноценным замещающим кормом могут быть перидинеи и кокколитины, но биомасса их обычно невелика. Пищевая ценность инфузорий в настоящее время неизвестна. Возможно, что при недостатке водорослей крупные животные (например, другие рачки) играют более важную роль в качестве замещающей пищи, чем очень мелкие, с трудом улавливаемые копеподами существа, вроде бактерий.

Если копепода поедает других рачков, она, конечно, активно хватает каждого из них в отдельности. В этом случае не может быть и речи о безвыборном питании. Если же копепода фильтрует, избирательность ее питания, повидимому, невелика.

В. Г. Богоров (1934) предлагает различать две стороны избирательной способности: 1) безусловное избегание каких-нибудь явно не годных в пищу объектов и 2) способность выбирать из годных в пищу объектов объекты предпочитаемые. Безусловного избегания негодных объектов у копепод, повидимому, нет. Изученные нами копеподы поедают, очевидно, все водоросли без разбора. Поедают они и явно не годные в пищу предметы, как тушь, кармин (Fuller, 1937; Marshall a. Orr, 1952, и др.), минеральные частицы, сходные по размерам с диатомеями, из мутной воды или ниточки со дна сосуда в условиях опыта.

Кишечное содержимое копеподы представляет собой очень малую, а потому непредставительную пробу фитопланктона. Этим объясняется часто имеющая место большая разница между составом пищи в кишках рачков и составом окружающего планктона. Это же затрудняет точное суждение об избирательной способности рачков. Иногда (при бедности фитопланктона) в окружающем планктоне и в кишечниках копепод вообще не оказывается общих видов водорослей, повидимому, в результате того, что однолитровый батометр приносит при малочисленности водорослей также непредставительную пробу. Однако при изобилии водорослей доминирующие виды обязательно присутствуют и в кишках рачков и в фитопланктонных сборах. В случае изобилия в планктоне одновременно нескольких видов диатомей иногда удается проследить по отношению к ним избирательную способность копепод.

На одной из весенних станций, где наблюдалось интенсивное диатомовое «цветение», в фитопланктоне преобладали Fragilaria oceanica и Thalassiosira Nordenskiöldii; Fragilaria была более многочисленна, чем Thalassiosira. Что касается содержимого кишечников копепод, то в них (за одним исключением) Thalassiosira было больше, чем Fragilaria (табл. 3).

Таблица 3

Пример соотношения количеств Thalassiosira и Fragilaria в планктоне (клеток/мл) и в кишках копепод (клеток/киш.)

	Стадия развития	Число экз.	Fragilaria	Thalassiosira	Отношение Fr.: Th.
Горизонт 50—25					
Фитопланктон			1080	900	1,20
Metridia pacifica	VI	10	370	360	1,06
Calanus tonsus	V	3	400	880	0,45
Горизонт 100—50					
Фитопланктон			610	416	1,47
Metridia pacifica	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Eucalanus bungii	VI	3	200	225	0,89
Calanus cristatus	IV	3	200	350	0,57
C. tonsus	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
C. tonsus	IV	5	113	300	0,37

Все четыре вида во всех случаях поедали по сравнению с Fragilaria относительно больше Thalassiosira, чем ее было в планктоне. Остается неизвестным, однако, вызвано ли это активным выбиранием рачками округлых, соединенных эластичными тяжами в рыхлые цепочки Thalassiosira или же просто неспособностью фильтрующего аппарата рачков удерживать все попадающиеся в облавливаемой воде ленты колоний Fragilaria. Во всяком случае, это явление хорошо согласуется с мнением большинства работавших по питанию копепод авторов о предпочтительном поедании рачками округлых клеток.

У старших копеподитов мезопланктонных копепод нами не обнаружено четких предпочтений к клеткам определенных размеров. Однако некоторые авторы (Harvey, 1937; Fuller, 1937; Gauld 1951) отмечали предпочтительное поедание копеподами относительно крупных водорослей. Вероятно даже самые крупные диатомеи поедаются в относительно не меньших количествах, чем средние и мелкие диатомеи, но факт их поедания иногда ускользает от исследователей, так как диатомеи разламываются мандибулами и в кишку попадает только клеточное содержимое водоросли и лишь немного обломков оболочки.

Г. Гарвей (1937) кормил Calanus finmarchicus в течение недели чистыми культурами Ditylum и Lauderia, а потом помещал рачков в смесь этих водорослей. Как рачки, выдержанные на Ditylum, так и рачки, выдержанные на Lauderia, выедали из смеси обеих водорослей преимущественно Ditylum. Однако выдержанные на Lauderia рачки выедали ее из смеси в большем количестве, чем выдержанные на Ditylum. Надо заметить, что клетки Ditylum крупнее клеток Lauderia. Рачки, выдержанные на Lauderia, выедали из смеси Lauderia и Chaetoceros sp. почти одну Lauderia. Таким образом, в опытах Г. Гарвея явно имел место активный выбор рачками предпочитаемых ими водорослей.

С уменьшением размеров рачка способность к поеданию наиболее крупных диатомей, повидимому, падает. Так, в нашем материале Calanus cristatus и Eucalanus bungii начинают поедать длинную Thalassiothrix longissima начиная с IV копеподитной стадии, C. tonsus и C. finmarchicus — начиная с V стадии, Metridia ochotensis поедает эту диатомею только на VI стадии.

Мы уже видели, что фильтрующие копеподы почти не улавливают бактерий; может быть, с трудом улавливают они и мелких жгутиконосцев. Уловистость фильтрующего аппарата копепод по отношению к крупным объектам больше, чем по отношению к мелким. Все это, очевидно, просто зависит от устройства фильтрующего аппарата копепод. Копеподы — грубые фильтраторы.

Копеподы явно полнее отфильтровывают округлые клетки, чем клетки иной формы. Причина этого явления более спорна, но, может быть, и оно зависит лишь от устройства фильтрующего аппарата.

Но в нескольких случаях в условиях опыта Calanus проявили способность к активному выбору известного рода пищи. При всем этом, однако, копеподы заглатывают и явно не годные в пищу объекты. Их избирательная способность выражена слабо.

В «избирательном» захвате пищи фильтрующими копеподами, вероятно, гораздо более важную роль играет их малая способность к улавливанию мелких объектов, чем активный выбор той или иной пищи определенного сорта.

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИТАНИЯ. ДОСТАТОЧНОСТЬ ДИАТОМОВЫХ ДЛЯ ПОКРЫТИЯ ПИЩЕВЫХ ПОТРЕБНОСТЕЙ КОПЕПОД

Наполнение кишечников всех изученных нами видов и стадий копепод возрастает с возрастанием биомассы фитопланктона примерно до 3 г/м³ и больше не увеличивается (рис. 2). Разные авторы (Fuller, 1937; Lucas, 1936; Clarke a. Bonnet, 1939; Raymont a. Gross, 1942; Marshall a. Orr, 1952) нашли, что продолжительность жизни нескольких видов рачков, темп их роста и продукция яиц возрастают с возрастанием концентрации кормовых водорослей до определенной величины и что дальнейшее увеличение количества водорослей для рачков бесполезно. Величина эта выражалась в числе клеток на единицу объема. Наши пересчеты на биомассу показали, что она соответствует 3—20 г/м³. Интересно, что в естественных условиях наполнение кишечника рачков перестает возрастать по достижении этой же величины биомассы фитопланктона.

Необходимо отметить, что наполнение кишечника всех изученных видов и стадий копепод проявляет одну и ту же зависимость от биомассы фитопланктона. В опытах, по которым была установлена оптимальная для копепод концентрация корма, экспериментаторы использовали других, чем мы, рачков. Общим в нашем и цитируемом материале был только Calanus finmarchicus. Несмотря на различие между собой исследованных животных, использованных методик и примененных для суждения о достаточности данной концентрации пищи критериев, результаты во всех случаях оказались сходны: увеличение биомассы кормовых водорослей свыше 3 г/м³ для фильтрующих растительноядных копепод бесполезно. Причина столь общей закономерности, очевидно, лежит в сходстве состава и способа добывания пищи у всех исследованных рачков, вне зависимости от их таксономического положения.

Пищевые потребности большой части дальневосточных копепод и количество обновлений содержания их кишечников за сутки точно не известны. М. Е. Виноградов (1952) приводит данные о количестве потребляемого за 1 час при разных температурах кислорода для двух из изученных нами копепод — Calanus tonsus, V и C. cristatus, V. Температура в опытах М. Е. Виноградова была близка к естественной. Считая, что состав тела изученных нами рачков близок к составу тела C. finmarchicus, можно, по данным из работы В. А. Яшнова (1939), высчитать, какое количество вещества необходимо для покрытия их основного обмена.

При 6° C. tonsus потребляет (согласно М. Е. Виноградову) 0,00076 мг кислорода в 1 час, или 0,018 мг в сутки. За счет этого кислорода можно окислить около 3% сырого веса рачка. Вес C. tonsus, V равен (по Е. А. Лубны-Герцык, 1953) 3,05 мг. При 11,4° тот же рачок потребляет в 1 час 0,00132 мг кислорода, что соответствует основному обмену, равному 4,5% веса рачка в сутки.

C. cristatus, V при 6,8° потребляет в 1 час 0,0012 мг кислорода, что соответствует основному обмену, равному всего 0,75% веса рачка в сутки. При 10° потребление кислорода возрастает до 0,0029 мг/час, а основной обмен — до 2% веса рачка. Вес C. cristatus, V равен (по Е. А. Лубны-Герцык) 17,3 мг.

По В. А. Яшнову, летом атлантический C finmarchicus V стадии в сутки потребляет пищу в количестве 5,7% своего сырого веса, а взрослые самки — 6,8%.

По наиболее новым данным (Harvey, 1950), C. finmarchicus выделяет в сутки при обилии пищи около 70 фекальных комков.

Рассчитаем, пользуясь нашими данными о количестве диатомей в кишках и данными Г. Гарвея по количеству фекальных комков, выделяемых в сутки, сколько диатомовых водорослей съедают за сутки исследованные нами рачки и хватает ли этого количества для покрытия их основного обмена. При расчетах мы будем исходить из предположения: 1) что большая часть содержимого кишечника входит в состав фекального комка; за исключением «избыточно» питающихся рачков это почти всегда имеет место; 2) что другие рачки выделяют при прочих равных условиях столько же фекальных комков, сколько их выделяет C. finmarchicus. Ввиду отмеченного выше большого сходства в питании копепод различных видов это допущение не кажется нам большой натяжкой (по крайней мере в отношении старших копеподитов).

Мы проводим наш расчет в отношении богатых фитопланктоном станций с тем, чтобы убедиться в достаточности для копепод одних диатомей в период их интенсивного развития. Большинство таких станций, бывших в нашем распоряжении, расположено на мелководье, так что суточная вертикальная миграция практически не выводила рачков из зоны «цветения», тем более, что у исследованных нами видов (кроме Metridia) суточная миграция выражена слабо. На весенних станциях ее не было вовсе. Таким образом, мы исходим еще из предположения о возможности круглосуточного питания рачков (табл. 4).

Таблица 4

Суточный диатомовый рацион* нескольких дальневосточных копепод при обильном фитопланктоне, выраженный в процентах от веса тела рачка

Вид рачка	Стадия		
	IV	V	VI
Calanus tonsus	11,5	5,7	Афаг
C. finmarchicus	—	9,5	(2,9)
C. cristatus	4,3	13,0	Афаг
Eucalanus bungii	(1,4)**	6,5	5,7
Metridia pacifica	—	—	9,8
M. ochotensis	2,7	—	8,0

* Вычислен на основании разовых наполнений кишки при 70 обновлениях ее содержимого в сутки.

** В скобках даны средние арифметические, вычисленные на основании небольшого материала.

Индекс наполнения кишки копепод возрастает с увеличением биомассы фитопланктона до 3 г/м³, после чего стабилизуется, становясь равным 9. Но при биомассе фитопланктона начиная уже примерно с 1,5 г/м³ всегда попадаются рачки, имеющие двузначные индексы наполнения. Соответствующие им рационы выше, чем приведенные в табл. 4. Так, суточный рацион Metridia ochotensis, VI может достигать 14%, M. pacifica, VI — 23%, Eucalanus bungii, VI — 16,2%, Calanus tonsus, IV — 16 и даже 50%, C. tonsus, III (не приведенного в табл. 4) — 4 — 11% веса тела.

Мы видим, что за счет диатомей безусловно покрывается основной обмен всех стадий C. tonsus, C. cristatus, V стадий C. finmarchicus и, повидимому, E. bungii и VI стадий M. pacifica и M. ochotensis.

IV копеподитные стадии E. bungii и M. ochotensis, по нашим данным, за счет одних диатомей своего обмена не покрывали; но, может быть, у них обновление кишечного содержимого происходит чаще, чем у старших стадий. В отношении самок C. finmarchicus можно думать, что наша оценка их рациона занижена ошибочно — вследствие недостаточного количества данных по их питанию (девять особей). То же самое можно допустить и в отношении E. bungii, IV (две особи), но вряд ли — в отношении M. ochotensis, IV (50 особей). Самки E. bungii вполне покрывали свой обмен, по крайней мере в некоторых случаях.

Итак, 10 из 13 исследованных нами копеподитных стадий (принадлежащих шести видам рачков) при обилии диатомей безусловно покрывают за счет их одних свой основной обмен. Metridia ochotensis, IV, повидимому, еще не покрывает обмена при тех количествах водорослей, при которых его уже покрывает, например, Calanus tonsus, V. Две другие стадии недостаточно изучены для высказывания на их счет определенного суждения.

Заметим также, что приведенные выше суточные диатомовые рационы, соответствующие двузначным индексам наполнения, обеспечивают не только основной обмен, но и рост рачков за счет одних лишь диатомей: по данным Г. Гарвея (1950) для покрытия роста и основного обмена Calanus finmarchicus требует в сутки пищу в размере 11—14% своего веса.

Очень вероятно, что рачки, отбрасывающие почти все обломки оболочек съеденных ими крупных диатомей, поедают последних в гораздо бо́льших количествах, чем можно судить по числу находимых в кишках обломков. Если это так, то диатомеи имеют в питании изученных нами копепод еще большее значение, чем было указано выше.

Очевидно, в море (так же как и в эксперименте) при массовом развитии диатомеи могут одни обеспечить пищевые потребности копепод. При наличии в воде меньшего количества диатомей картина бывает различной. Иногда, несмотря на свою малую биомассу, диатомеи все же покрывают пищевые потребности, по крайней мере, более крупных копепод. Возможно, что в этих случаях продукция диатомей достаточно велика, но ежедневный прирост выедается рачками, так что биомасса водорослей удерживается на низком уровне.

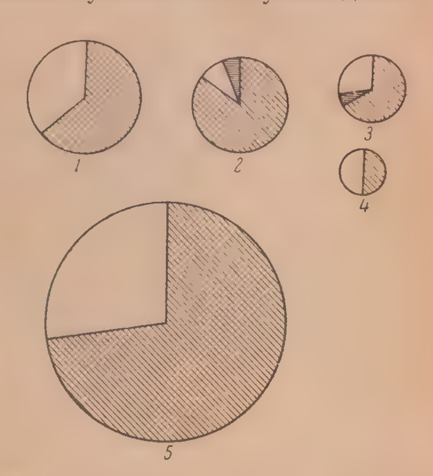


Рис. 5. Питание некоторых копепод при бедности фитопланктона осенью в Беринговом море. Обозначения — как на рис. 4, но *б* не включает кокколитин

1 — Calanus tonsus, V (0,89), *2* — Eucalanus bungii ♀, VI (0,77), *3* — C. cristatus, V (0,46), *4* — C. finmarchicus, V (0,30), *5* — Metridia pacifica ♀, VI (2,0)

Так, на нескольких прибрежных осенних охотоморских станциях при биомассе фитопланктона, измерявшейся миллиграммами в 1 м³, Calanus tonsus («plumchrus»), V и C. finmarchicus, V вполне покрывали свой обмен за счет одних лишь диатомей (около 10 видов), причем некоторые из последних уже начали образовывать покоящиеся споры. Повидимому, темп их размножения был замедлен.

Популяция копепод, в которой преобладали не Calanus, а мелкая, потребляющая сравнительно мало пищи, M. ochotensis, IV, очевидно, могла ограничить рост как раз только медленно размножающихся диатомей.

В других случаях диатомеи далеко не покрывают даже основного обмена копепод; тогда кишечники либо бывают слабо наполнены водорослями или даже пусты, либо содержат (тоже в небольшом количестве) пищу иного рода, например остатки тинтиннид (рис. 5) или мелких рачков. При этом за счет тинтиннид копеподы своих пищевых потребностей никогда не покрывают. У Calanus, питавшихся другими рачками, индекс наполнения был около 180 ‱.

При отсутствии либо недостатке диатомей или подходящего замещающего корма копеподы способны к длительному голоданию. Способность копепод к голоданию есть приспособление к питанию растениями, обильными лишь в течение нескольких месяцев в году.

Другой такой адаптацией является эврифагия «растительноядных» копепод.

СВЯЗЬ РАЗЛИЧИЙ В ПИТАНИИ КОПЕПОД С ИХ ЖИЗНЕННЫМИ ЦИКЛАМИ И ГОДОВЫМИ ЦИКЛАМИ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ

Если в планктоне резко доминирует какой-нибудь один вид копепод, его годовой ход численности определяет собой годовой ход численности суммарного зоопланктона. Другими словами, годовой ход численности доминирующего вида определяет в этих случаях годовой ход численности животной части сообщества. Если же массовые виды обладают различающимися между собой жизненными циклами и, следовательно, различными типами годового хода численности (как это, например, имеет место в Беринговом море), годовой цикл сообщества не повторяет, конечно, хода численности ни одного из видов, а обусловлен наложением этих видовых жизненных циклов друг на друга.

В зависимости от особенностей жизненных циклов и типов сезонного хода численности доминирующих копепод в настоящее время в морях умеренных широт можно различать два типа годовых циклов планктонных сообществ.

1. Мурманский тип. Этот тип годового цикла зоопланктона связан с доминированием в планктоне рачков, самки которых обязательно нуждаются для откладки яиц в обильном питании. В этом случае размножение рачков перезимовавшего поколения происходит во время весеннего «цветения».

Жизненным циклом мурманского типа обладает Calanus finmarchicus на Мурмане (Мантейфель, 1941), у берегов Норвегии (Ruud, 1929; Gran, 1929; Sömme, 1934), в Северном море и Ламанше (Rees, 1949; Lucas, 1941; Marshall a. Orr, 1952) и у Атлантических берегов Америки (Fish, 1936). Тем же типом жизненного цикла обладает в Северном море C. helgolandicus (Rees, 1949) и в Атлантическом секторе Антарктики — C. acutus и C. propinquus (Ottestad, 1932). По данным последнего автора, мурманским типом жизненного цикла обладает, повидимому, и антарктическая Metridia gerlachei.

Пока «цветение» существует, оно обеспечивает пищей также и молодь первой генерации. После его отмирания молодь остается в обедненной воде и вынуждена дополнять свой рацион инфузориями, перидинеями и т. п. Для английских вод описан случай гибели одной генерации Calanus finmarchicus, молодь которой при рано окончившемся «цветении» осталась без диатомовой пищи; бывших в планктоне жгутиконосцев оказалось для молоди недостаточно. Однако в большинстве случаев оставшиеся в планктоне диатомеи плюс другие источники пищи дают первой генерации возможность нормального развития.

На Мурмане рачки первой генерации «служат основой годового откорма для огромной массы потребителей планктона, к которым относится сельдь, мойва, песчанка и большинство развивающихся мальков рыб» (Мантейфель, 1939). В результате выедания численность рачков быстро падает.

Очевидно, что при пересечении моря такого типа с севера на юг обнаружится сезонно обусловленная обратная связь количества зоо- и фитопланктона, сопровождаемая повышением количества животных на краю «цветения» («краевым эффектом»). И обратная связь, и краевой эффект являются тут следствием 1) совпадения во времени начала размножения зоо- и фитопланктона и 2) более медленного развития зоопланктона по сравнению с фитопланктоном [6].

---

[6] Более подробное рассмотрение пространственных соотношений зоо- и фитопланктона явится темой отдельного сообщения.

Г. Райли и Д. Бумпус (Riley a. Bumpus, 1946) на основании своих расчетов высказались в пользу независимости начала размножения атлантического зоопланктона от начала «цветения». Однако следует усомниться в справедливости этого вывода, основанного на установлении корреляции, так как опыты С. Маршалл и А. Орра (1952) показали прямую причинную зависимость размножения животных и «цветения».

Если зоопланктон имеет в году несколько генераций, между размножением каждой из следующих генераций и размножением перезимовавшей генерации будет та разница, что к размножению тут



Рис. 6. Самки Calanus cristatus на разных фазах зрелости

Слево направо: 1 — особь с жировым мешком (так называемый «гидростатический орган») и крупными яйцами в яйцеводах, 2—5 — постепенная резорбция жира и выметывание части яиц, 6 — особь, выметавшая почти все яйца, 7 — полностью отнерестившаяся особь, без яиц и без жира. Фотолаборатория планктона Института океанологии АН СССР

приступают не голодные и тощие перезимовавшие, а более упитанные кормившиеся особи, очевидно, менее требовательные к пище перед нерестом.

Зимой рачки голодают и сильно теряют в весе. Способность к длительному голоданию — важная адаптация всех животных, питающихся растениями с коротким вегетационным периодом.

2. Западноканадский тип. Этот тип годового цикла первоначально был описан М. Кэмпбелл (Campbell, 1934) в районе Нанаймо, где в планктоне доминирует Calanus tonsus. Его взрослые самки, по данным М. Кэмпбелл, не питаются, и откладка яиц происходит за счет запасов жира. В этом случае с обилием диатомовых совпадает откорм V стадии. В районе Нанаймо диатомеи не образуют типичного краткосрочного весеннего «цветения», а обильны все лето. C. tonsus дает там одну генерацию в год. Размножение происходит в бедной диатомеями воде зимой и ранней весной; с мая по декабрь доминирует V стадия. Она находится в планктоне одновременно с диатомовым «цветением», активно питается, жиреет и сама служит пищей сельди, сардине и т. п. В этом случае должна наблюдаться общая положительная зависимость количества зоо- и фитопланктона: их максимумы совпадают во времени, и вряд ли возникает сезонно обусловленный краевой эффект.

Судя по данным А. П. Кусморской (1949) и К. А. Бродского (1938, 1941), таким же жизненным циклом отличается Calanus tonsus и в Японском море. Очевидно, западноканадским типом жизненного цикла обладает и C. cristatus (рис. 6) взрослые особи которого не способны питаться и размножаются зимой на больших глубинах за счет жира, накопленного V стадией (Бродский, 1938а). Судя по дан-

ным Й. Семме (Sömme, 1934), этим же типом жизненного цикла, повидимому, обладает у Норвегии C. hyperboreus.

Более сложных годовых циклов сообществ, в состав которых входят массовые виды, обладающие разными жизненными циклами, мы тут не касаемся[7].

ВЫВОДЫ

1. Изученные нами копеподы (Calanus finmarchicus, C. tonsus, C. cristatus, Eucalanus bungii bungii, Metridia pacifica и M. ochotensis) по составу пищи являются преимущественно растительноядными, а по способу добывания пищи — преимущественно фильтраторами.

2. Крупных диатомей (вроде Coscinodiscus) Calanus ломают мандибулами, отбрасывая (а не глотая) обломки створок. Более мелкие клетки они глотают целиком и переламывают наименее компактные из них (вроде крупных Chaetoceros) перистальтикой кишечника. В кишечниках рачков переваривается содержимое водорослей даже и с неповрежденными оболочками. Неусваиваемые остатки выделяются быстро и полностью.

3. Копеподы фильтруют при определенной температуре постоянный объем воды, вне зависимости от количества в ней фитопланктона (Fuller, 1937; Gauld, 1951, 1953). Однако наполнение кишечников всех изученных нами видов и стадий копепод возрастает с возрастанием биомассы фитопланктона примерно лишь до 3 г/м^3 и больше не увеличивается, но зато возрастает скорость прохождения пищи через кишечник. В этих условиях копеподы заглатывают больше диатомей, чем успевают переварить, и уничтожают без пользы для себя 20—30% проглоченной пищи, т. е. довольно мало по сравнению с другими водными членистоногими.

4. В составе пищи исследованных нами копепод обнаружено около 50 видов водорослей, из них не менее 40 видов диатомей. Животные остатки представлены тинтиннидами, глобигеринами и мелкими рачками. Диатомеи обычно составляют бо́льшую часть пищевого комка исследованных копепод.

5. Диатомеи являются для копепод наиболее полноценным кормом. Особенно важны они для дозревания и откладки яиц у самок Calanus finmarchicus (Marshall a. Orr, 1952). Диатомеи могут служить пищей и для ранних стадий развития Calanus.

6. Копеподы — грубые фильтраторы; уловистость их фильтрующего аппарата по отношению к крупным объектам больше, чем по отношению к мелким; округлые клетки они отфильтровывают полнее, чем клетки иной формы. Активный выбор определенного сорта пищи при фильтрационном питании играет у копепод малую роль.

7. Большинство стадий изученных нами копепод при диатомовом «цветении» полностью покрывает свои пищевые потребности за счет одних только диатомей. Никакие другие виды пищи, судя по нашему материалу, не могут одни полностью удовлетворить пищевые потребности изученных нами копепод[8].

8. Самки некоторых копепод (например, Calanus finmarchicus) не только способны питаться, но обязательно нуждаются для дозрева

---

[7] Третий тип жизненного цикла, может быть, свойствен антарктическому Rhincalanus gigas. По данным Ф. Оммани (Ommanney, 1936), перезимовавшее поколение этого вида размножается весной на поверхности при обильном фитопланктоне, а летнее — зимой на больших глубинах. Таким образом, одному поколению свойствен мурманский, а другому — западноканадский тип развития.

[8] Возможно, что обитающие в других морях копеподы в этом отношении отличаются от изученных нами.

ния и откладки яиц в обильном корме и производят кладку в «цветущей» воде (мурманский тип жизненного цикла). Самки других видов (например, C. tonsus и C. cristatus) питаться не способны и производят откладку яиц в бедной диатомеями воде за счет запасов жира, накопленных V стадией (западноканадский тип жизненного цикла). При доминировании в сообществе C. finmarchicus биомасса зоопланктона достигает максимума после максимума фитопланктона; при доминировании C. tonsus эти максимумы могут совпадать во времени (Campbell, 1934).

Литература

Беклемишев В. Н., 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 56 (5). — 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, изд. 2-е, Изд-во «Сов. наука».

Беклемишев К. В., 1954. Обнаружение кремневых образований в кожных покровах низших ракообразных, ДАН СССР, т. 97, № 3.

Боғатова И. Б., 1951. Количественные данные о питании Cyclops strenuus Fischer и Cyclops viridis Jurine, Тр. Саратовск. отд. Каспийск. фил. ВНИРО, т. 1.

Богоров В. Г., 1934. Исследование питания планктоядных рыб, Бюлл. ВНИРО, № 1. — 1948. Вертикальное распределение зоопланктона и вертикальное расчленение вод океана, Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. II.

Бродский К. А., 1938. К экологии и морфологии веслоногого рака Calanus tonsus Brady (=Calanus plumchrus Marukawa) дальневосточных морей, ДАН СССР, т. XIX, № 1—2. — 1938а. К биологии и систематике веслоногого рака (C. cristatus Kr.), Вест. Дальне-Восточн. фил. АН СССР, № 29 (2).—1941. Обзор количественного распределения и состава зоопланктона северо-западной части Японского моря, Тр. ЗИН АН СССР, т. VII, вып. 2.

Виноградов М. Е., 1952. Влияние дыхания зоопланктона на уменьшение содержания кислорода в различных слоях воды, ДАН СССР, т. 82, № 4.

Гаевская Н. С., 1949. О пищевой элективности у животных фильтраторов, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 1.

Забелина М. М., 1953. Диатомовые водоросли и кремневые жгутиковые илов залива Петра Великого Японского моря, Диатомовый сб., посвящ. памяти проф. В. С. Порецкого, Изд. ЛГУ.

Камшилов М. М., 1951. Определение веса Calanus finmarchicus Gunner на основании измерения длины тела, ДАН СССР, т. LXXVI, № 6.

Кожова О. М., 1953. Питание Epischura baicalensis Sars (Copepoda, Calanoidea) на озере Байкал, ДАН СССР, т. XC, № 2.

Кусморская А. П., 1949. О весеннем планктоне северо-западной части Японского моря, Изв. АН СССР, серия биол., № 3.

Лубны-Герцык Е. А., 1953. Весовая характеристика основных представителей зоопланктона Охотского и Берингова морей, ДАН СССР, т. XCI, № 4.

Мантейфель Б. П., 1939. Зоопланктон прибрежных вод Западного Мурмана, Тр. ВНИРО, т. 4. — 1941. Планктон и сельдь в Баренцовом море, Тр. ПИНРО, вып. 7.

Мешкова Т. М., 1953. Зоопланктон озера Севан, Тр. Севанск. гидробиол. станции, т. XIII.

Миронов Г. Н., 1941. О питании некоторых планктонных организмов Черного моря, Тр. ЗИН АН СССР, т. 7, вып. 2.

Родина А. Г., 1950. Экспериментальное изучение питания дафний, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. II.

Яшнов В. А., 1939. Планктическая продуктивность юго-западной части Берингова моря, Тр. ВНИРО, т. IV. — 1948. Веслоногие рачки. Определитель фауны и флоры северных морей СССР (ред. Н. С. Гаевская).

Allen E. J. a. Nelson E. W., 1910. On the artificial culture of marine plankton organisms, J. Mar. Biol. Ass., 8.

Bainbridge R., 1952. Underwater observations on the swimming of marine zooplankton, J. Mar. Biol. Ass., vol. 31, No. 1. — 1953. Studies on the interrelationships of zooplankton and phytoplankton, там же, vol. 32, No. 2.

Bond R. M., 1934. Digestive enzymes of the pelagic copepod, Calanus finmarchicus, Biol. Bull., vol. 67, No. 3.

Campbell M. H., 1934. The life history and postembryonic development of the copepods, Calanus tonsus Brady, and Euchaeta japonica Marukawa, J. Canad. Biol. Board, vol. 1.

Clarke G. L. a. Bonnet D. D., 1939. The influence of temperature on the survival, growth and respiration of Calanus finmarchicus, Biol. Bull., vol. 76, No. 3.

Crawshay L. R., 1915. Notes on experiments in the keeping of plankton animals under artificial conditions, J. Mar. Biol. Ass., vol. 10, No. 4.

Dakin W. J., 1908. Notes on the alimentary canal a. food of the Copepoda. Int. Rev. f. Hydrobiol. a. Hydrogr., I, Hft. 6, 1.
Esterly C. O., 1916. The feeding habits of pelagic Copepods, Univ. of California Publ. in Zool., vol. 16, No. 14.
Fish C. J., 1936. The biology of Calanus finmarchicus in the Gulf of Maine and Bay of Fundy, Biol. Bull., vol. 70, No. 1.
Fuller J. L., 1937. Feeding rate of Calanus finmarchicus in relation to environmental conditions, Biol. Bull., vol. 72.
Fuller J. L. a. Clarke G. L., 1936. Further experiments on the feeding of Calanus finmarchicus, Biol. Bull., vol. 70, No. 2.
Gauld D. T., 1951. The grazing rate of planktonic copepods, J. Mar. Biol. Ass., vol. XXIX, No. 3. — 1953. Diurnal variation in the grazing of planktonic copepods, там же, vol. XXXI, No. 3.
Gran H. H., 1929. Investigation of the production of plankton outside the Romsdalsfjord, 1926—1927, Rapp. et Proc.-Verb., vol. LVI.
Hart T. J., 1942. Phytoplankton periodicity in Antarctic surface waters, Discovery Reports, vol. XXI.
Harvey H. W., 1937. Note on selective feeding by Calanus, J. Mar. Biol. Ass., vol. XXII, No. 1.- 1950. On the production of living matter in the sea of Plymouth, там же, vol. XXIX, No. 1.
Harvey H. W., Cooper L. H. N., Lebour M. V. a. Russell F. S., 1935. Plankton production and its control, J. Mar. Biol. Ass., vol. XX, No 2.
Lebour M. V., 1922. The food of plankton organisms, J. Mar. Biol. Ass., vol. XII, No. 4.
Lowe C. W., 1936. Observations on some pacific diatoms as the food of copepods and fishes, J. Biol. Board Canada, III, No. 1.
Lucas C. E., 1936. On certain interrelations between phytoplankton and zooplankton under experimental conditions, J. Conseil, vol. XI, No. 3. — 1941. Phytoplankton in the North sea 1938—39, P. I. Diatoms, Hull Bull. Mar. Ecol., vol. II, No 8.
Marshall S. M., 1924. The food of Calanus finmarchicus during 1923, J. Mar. Biol. Ass., N. S., vol. XIII.
Marshall S. M., Nicholls A. G. a. Orr A. P., 1934. On the biology of Calanus finmarchicus, V. Seasonal distribution, size, weight and chemical composition in Loch Striven in 1933, and their relation to phytoplankton, J. Mar. Biol. Ass., N. S. vol. XIX.
Marshall S. M. a. Orr A. P., 1952. On the biology of Calanus finmarchicus. VII. Factors affecting egg production, J. Mar. Biol. Ass., vol. XXX, No. 3.
Ommanney F. D., 1936. Rhincalanus gigas (Brady), a Copepod of the southern macroplankton, Discovery Repts., XIII.
Ottestad P., 1932. On the biology of some southern Copepoda, Hvalrådets Skrifter, Nr. 5.
Raymont E. a. Gross F., 1942. On the feeding and breeding of Calanus finmarchicus under laboratory conditions, Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Section B (Biology), vol. LXI, p. III.
Rees C. B., 1949. Continuous plankton records: the distribution of Calanus finmarchicus and its two forms in the North Sea, 1938—1939, Hull Bull. of Marine Ecology, vol. II, No. 14.
Riley G. A., 1947. A theoretical analysis of the zooplankton population of Georges Bank, J. Mar. Res., vol. VI, No. 2.
Riley G. A. a. Bumpus D. F., 1946. Phytoplankton-zooplankton relationships on Georges Bank, J. Mar. Res., vol. VI, No. 1.
Ruud J. T., 1929. On the biology of Copepods of Möre, 1925—1927, Rapp. et Proc. Verb., vol. LVI.
Sömme J. D., 1934. Animal plankton of the Norwegian coast waters and the open sea. I. Production of C. finmarchicus (Gunner) a. C. hyperboreus (Kröyer) in the Lofoten area, Repts. on Norwegian Fishery a. Marine Invest., vol. 4, No. 9.
Zo Bell C. E., 1946. Marine microbiology.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

О ЗАПАДНОЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ IXODES PERSULCATUS НА ТЕРРИТОРИИ КАРЕЛО-ФИНСКОЙ ССР

А. С. ЛУТТА и Р. Е. ШУЛЬМАН

Сектор паразитологии Института биологии Карело-Финского филиала АН СССР

Из семейства иксодовых клещей (Ixodidae) на территории Карело-Финской ССР известны четыре вида клещей: Ixodes apronophorus P. Sch., Ix. ricinus L., Ix. persulcatus P. Sch., Ix. trianguliceps Bir. Наибольшее практическое значение имеют Ix. persulcatus и Ix. ricinus. Мы изучили западные границы распространения Ix. persulcatus. Вопрос о северной границе разработан Е. М. Хейсиным (1950).

Материал по имагинальной стадии накапливался путем обследования крупного рогатого скота и методом сбора клещей на пастбищах с помощью пропашника. За 2 года нами было проведено 4850 осмотров коров и собрано с них более 63 тыс. взрослых клещей. Материал по преимагинальным стадиям собирался с мелких диких млекопитающих. Всего было обследовано за 4 года 2068 зверьков и собрано около 3000 личинок и 1500 нимф. Столь широкое обследование позволило с большой степенью достоверности определить границы распространения всех видов иксодовых клещей на территории Карело-Финской ССР и установить причины своеобразного для каждого вида расселения.

Как нам удалось выяснить, в Карело-Финской ССР Ix. persulcatus распространен на сравнительно незначительной части территории. Более равномерно и в большем количестве он распространен в восточной части республики. К западу места его обитания имеют вид отдельных разрозненных пятен, в равной степени заселенных клещами.

Общий характер распространения Ix. persulcatus и Ix. ricinus в районах с наибольшим распространением этих клещей, а именно — в южной части республики, был нами уже подробно освещен ранее (Лутта, Хейсин, Шульман-Альбова, 1953). Нам удалось выделить три подзоны в южной зоне распространения иксодовых клещей в Карелии: первая подзона — западная, где обитает только Ix. ricinus, вторая — восточная, где обитает только Ix. persulcatus, и третья — центральная, где они встречаются совместно.

Ввиду того, что в эпидемиологическом отношении очень важно точное определение границ распространения клеща-таежника, мы провели дополнительное тщательное обследование крупного рогатого скота всех хозяйств и выпасов в полосе западной границы ареала Ix. persulcatus, а также изучили зараженность мелких диких млекопитающих преимагинальными стадиями этого клеща.

Мы установили, что по линии, соединяющей точки на 63°15′ с. ш. и 33°15′ в. д. и 61°15′ с. ш. и 31°55′ в. д. (см. рисунок), клещи Ix.

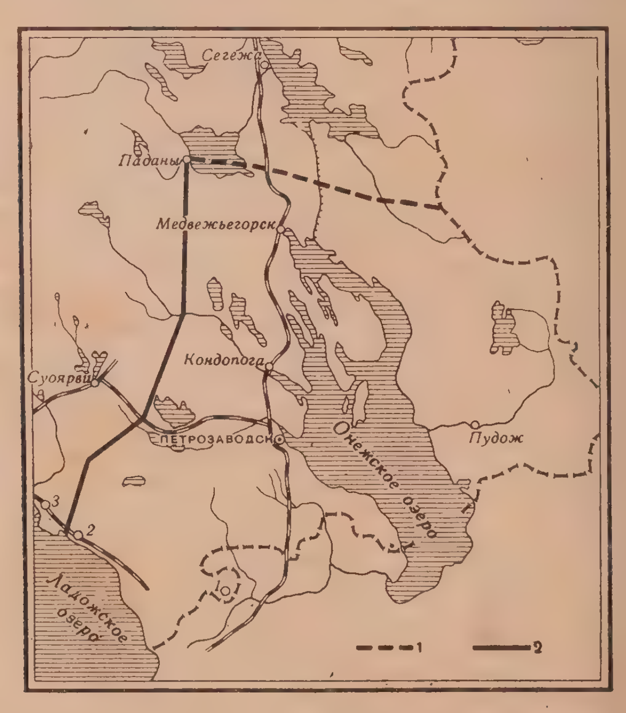
persulcatus встречаются в единичных экземплярах. Западнее этой линии клещ-таежник вообще не встречается. Как известно, численность любого вида на границе ареала его распространения сильно падает. Такое же явление мы наблюдаем и для Ix. persulcatus. Для иллюстрации приведем некоторые данные обследования крупного рогатого скота и мелких млекопитающих в южных районах Карело-Финской ССР (см. таблицу).

Средняя зараженность (индекс обилия) крупного рогатого скота и мелких млекопитающих всеми стадиями развития клещей

№ пункта	Ix. ricinus		Ix. persulcatus	
	имаго	личинки и нимфы	имаго	личинки и нимфы
	Средн. зараженность			
1	1,0	0,25	0,6	2,2
2	1,0	0,2	6,6	1,6
3	0,8	0,3	0,1	0,2
4	9,0	5,9	0	0

Как видно из таблицы, в пункте № 3, который расположен как раз на границе ареала распространения клеща-таежника, средняя зараженность как крупного рогатого скота (имаго), так и мелких млекопитающих (личинками и нимфами) резко падает. В пункте № 4, расположенном западнее этой границы, клещ совсем не встречается.

Северная граница распространения клеща-таежника, по данным Е. М. Хейсина (1950), определяется климатическими условиями. Западную же границу обусловливают естественные границы еловых лесов в Карело-Финской ССР.



Северная и западная граница ареала распространения Ixodes persulcatus в Карело-Финской ССР

1 — северная граница, *2* — западная граница

Характер лесной растительности в любой географической зоне зависит прежде всего от ландшафтных, климатических и почвенных

условий. Всего этого следует вкратце коснуться, чтобы понять закономерности распространения клеща-таежника в лесах Карело-Финской ССР.

В условиях умеренно холодного климата на севере распространены формации таежного типа (Цинзерлинг, 1934). Из них в распространении Ix. persulcatus в Карелии значение имеют еловые леса средней таежной полосы. Таежный лес в Карелии отличается от восточной тайги большим однообразием древесных пород в древостое и значительно более слабым развитием травяного покрова. Восточная тайга (сибирская и дальневосточная, по данным «Паразитологии Дальнего Востока», 1947) представляет собой наиболее типичный биотоп Ix. persulcatus, чего нельзя сказать про таежный лес Карелии.

Типичными биотопами клеща-таежника на Дальнем Востоке являются смешанные кедрово-широколиственные леса или широколиственный лес с господствующей цельнокрайней пихтой («Паразитология Дальнего Востока», 1947; Померанцев и Сердюкова, 1948). В Сибири биотопом таежного клеща является темнохвойная тайга с господством ели, кедра и пихты, часто с лиственницей в первом ярусе; сопутствующая лиственная порода — липа (Федюшин, 1940). Здесь равномерная влажность воздуха и умеренные летние температуры составляют оптимальные условия для развития этого клеща.

В карельских же лесах температурные условия менее благоприятны для развития Ix. persulcatus (Хейсин, 1953); однако и здесь он расселился на значительном по площади пространстве, но менее уплотненно, чем в сибирской тайге. Его основным местообитанием в Карелии является смешанный хвойно-лиственный и мелколиственный лес, недавно сменивший еловый лес. Далеко не во всяком еловом лесу обитает клещ-таежник. Еловые леса в средней тайге дифференцируются на ряд ассоциаций, образованных тем или иным сочетанием различных флористических элементов. При изучении Ix. persulcatus выяснилось, что из карельских лесов наибольший интерес представляют ельники с примесью мелколиственных пород, распространенные на ровных, хорошо дренированных поверхностях. Сопутствующие ели лиственные породы (береза, осина и др.) в хвойно-лиственных лесах способствуют осветлению леса и дальнейшему развитию живого покрова. Клещи развиваются только в лесу с хорошо развитым травяным покровом и не развиваются в ельниках с вполне замкнутой кроной, лишенных подлеска и травяного покрова, а также в ельниках-долгомошниках, растущих в местах, где повышен уровень грунтовых вод и затруднен нормальный сток атмосферных вод, в результате чего возникает избыточное увлажнение в моховом ковре. Нет клещей и в сфагновых ельниках. Клещ-таежник не развивается также в чрезмерно сухих еловых лесах, например в ельниках-брусничниках, растущих на более сухих, бедных, часто супесчаных почвах.

Такой приуроченностью клеща-таежника к определенным еловым ассоциациям определяется его неповсеместное расселение в восточной части Карело-Финской ССР, т. е. в зоне распространения еловых лесов среднетаежной полосы. В северной части средней тайги размножение клещей ограничено суровостью климата. В западном направлении численность клещей уменьшается по мере продвижения к границе распространения еловых лесов. На западной границе ареала Ix. persulcatus ограничения обусловлены не климатическими условиями, а орографическими и гидрологическими факторами, прерывающими распространение на запад первичных таежных лесов, являющихся биотопом клеща-таежника. В еще большей степени распространение Ix. persulcatus на запад задерживается активной деятельностью человека.

К западу от 31°50′ в. д. в южной части Карело-Финской ССР сосредоточены большие скопления четвертичных ледниковых отложений. Несколько западнее проходит Балтийский кристаллический щит, местами покрытый ледниковыми отложениями, местами дающий выход коренных пород (гранитов, гнейсов, диабазов). На моренной толще не развит почвенный слой, что в основном препятствует продвижению ельников западнее 31°50′ в. д. Поэтому для районов аллювиальных и больших ледниковых отложений еловая тайга не характерна. В этом кроется одна из основных причин, препятствующих расселению клеща-таежника на запад.

Несколько менее значительным, но в достаточной степени влияющим фактором, препятствующим уже и в прошлом продвижению елового леса с востока Карелии на запад в полосе средней тайги, служили сфагновые болота, представленные в виде значительных массивов в северо-западной части средней тайги. Еловая тайга избегает избыточно увлажненных и сильно заболоченных территорий, поэтому она в северной части среднетаежной полосы, где много болот, не смогла продвинуться западнее 31—32° в. д., следовательно, не мог продвинуться дальше на запад и клещ-таежник, хотя на этой части территории имеется достаточное количество и разнообразие видов диких млекопитающих, на которых могут паразитировать все стадии клеща-таежника.

Третий, весьма существенный фактор, ограничивающий продвижение Ix. persulcatus на запад вдоль южной части среднетаежной полосы, — это антропургический фактор. Своей деятельностью человек влияет на состав и характер лесных ассоциаций, на рост и возобновление лесов («Паразитология Дальнего Востока», 1947). Антропургический фактор в зоне распространения иксодовых клещей в Карело-Финской ССР особенно четко выступает в южной и юго-западной частях средней тайги. Как сплошные, так и выборочные вырубки в еловом лесу обусловили новую смену семенного поколения не ели, а ее спутников — березы, осины, ольхи. В результате на месте хвойных лесов возникали мелколиственные леса, в северном Приладожье — в основном березняки, в восточном и западном Прионежье — главным образом сероольшанники. В самом начале возникновения мелколиственного леса из ельников в нем еще может развиваться клещ-таежник, так как в подлеске много ели, сохранился комплекс почвенных и микроклиматических условий, свойственных еловому лесу, и имеется оптимально увлажненная для него подстилка. В изреженных многократными рубками лиственных лесах Ix. persulcatus уже не находит себе условий обитания. Таким образом, расселяющийся с востока на запад клещ-таежник не находил условий для развития во вторичных мелколиственных лесах.

Это подтверждается и тем, что на восточной границе ареала Ix. persulcatus распространен не повсеместно, а расселен мозаично, что обусловлено ранее проводимой системой несплошных вырубок. В результате первичный таежный лес сохранился отдельными островками. В этих местах имеются все условия для развития и жизни клеща-таежника.

Еще более резко человеческой деятельностью ограничено распространение клеща-таежника на Олонецкой равнине, где уже давно сведены леса и равнина превращена в сплошной массив лугов и полей. Сохранившиеся местами на очень влажных низинных почвах елово-березовые леса и ольховые лесонасаждения типа рощ, повидимому, не составляют оптимума для развития клеща, что и обусловливает его необычайную малочисленность на Олонецкой равнине (средняя зараженность крупного рогатого скота — 0,04 клеща на одну голову).

Резюмируя изложенное, мы можем сказать, что на территории

Карело-Финской ССР Ix. persulcatus никогда не достигал и не достигнет пышного развития и большого увеличения численности в силу отрицательного влияния климатических, эдафических, биотических и антропургических факторов. Суровый климат Карелии (обычно холодное лето, заморозки в поздневесенний, раннеосенний и даже летний периоды) может вызвать значительную гибель клещей, особенно на северной границе ареала, и диффузное расселение их.

В результате интенсивного планового ведения сельского хозяйства в направлении значительного увеличения в южной и юго-западной частях республики посевных площадей под зерновые культуры и создания кормовой базы для животноводства западная граница ареала клеща-таежника будет все дальше переноситься к востоку. В лесах Карело-Финской ССР севернее 62—63° с. ш. этот вид не может распространиться ввиду сурового климата. Таким образом, Ix. persulcatus будет вытесняться с территории Карело-Финской ССР.

Литература

Лутта А. С., Хейсин Е. М., Шульман-Альбова Р. Е., 1953. Распространение и экология иксодовых клещей в КФССР, Уч. зап. Карело-Финск. ун-та, т. 4, вып. 3.

Паразитология Дальнего Востока, под ред. акад. Е. Н. Павловского, 1947.

Померанцев Б. И., 1948. Географическое распространение клещей-таежников и состав их фауны в палеарктической области, Тр. ЗИН АН СССР, т. VII, вып. 3. — 1950. Иксодовые клещи. Фауна СССР, т. IV, вып. 2.

Померанцев Б. И. и Сердюкова Г. Б., 1948. Экологические наблюдения над клещами сем. Ixodidae — переносчиками весенне-летнего энцефалита на Дальнем Востоке, Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, т. IX, Изд-во АН СССР.

Федюшин А. В., 1940. Материалы к сравнительной экологии и географическому распространению в Омской области таежного клеща, Тр. Омск. с.-х. ин-та, т. XIX.

Хейсин Е. М., 1950. О северной границе распространения клещей Ixodes ricinus и I. persulcatus в Карело-Финской ССР, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 6.—1953. Поведение взрослых Ixodes persulcatus P. Sch. в зависимости от температуры и влажности окружающей среды, там же, т. XXXII, вып. 1.

Цинзерлинг Ю. Д., 1934. География растительного покрова северо-западной Европейской части СССР, вып. IV, Изд-во АН СССР.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ФОРМИРОВАНИЕ КОМПЛЕКСОВ НАСЕКОМЫХ — ВРЕДИТЕЛЕЙ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ В СРЕДНЕЙ АЗИИ И КАЗАХСТАНЕ

Ю. Н. БРУННЕР

Киргизская опытно-селекционная станция по сахарной свекле

Накопившиеся более чем за полувековой период (1898—1953) данные о насекомых, повреждающих сахарную свеклу в Средней Азии и Казахстане, благодаря работам Е. М. Васильева (1906, 1914), М. М. Бушуева (1911), В. И. Плотникова (1926), В. В. Яхонтова (1929), Ю. К. Антовой (1930), Е. В. Зверезомб-Зубовского (1934), Я. К. Гиржицкого (1936, 1940, 1940а, 1941), Д. П. Александрова (1940) и некоторых других исследователей, позволили сделать обобщение, касающееся видового состава вредителей этой культуры в рассматриваемых районах.

Первой такой попыткой явилась работа А. М. Дьяконова (1944), вышедшая в виде определителя. Следующей за ней литературной сводкой была коллективная работа по вредным животным Средней Азии под редакцией акад. Е. Н. Павловского (1949), представляющая собой справочник, в который вошли сведения и по вредителям сахарной свеклы.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные оригинальных наблюдений и исследований, проводившихся с 1936 г., частично уже опубликованные (Бруннер, 1947, 1947а, 1947б, 1952), и многолетние материалы сети энтомологических наблюдательных пунктов службы учета Всесоюзного института сахарной свеклы (ВНИС), проводившей работу в Средней Азии и Казахстане с 1932 г., а также данные ряда работ, вышедших в самое последнее время, — М. А. Алеевой (1951), И. А. Журавлевой (1953), В. В. Яхонтова (1953) и некоторых других, позволяют значительно уточнить сведения, касающиеся видового состава насекомых—вредителей сахарной свеклы для рассматриваемых нами районов.

С одной стороны, следует исключить ряд видов, определенно не вредящих сахарной свекле, но тем не менее указывавшихся до последнего времени в числе вредителей, например: многие виды Sitona, жуки чертополохового долгоносика (Cleonus piger Scop.), мраморного долгоносика (Cyphocleonus tigrinus Panz.), некоторые виды блох (Phyllotreta atra F., Ph. nigripes F., Aphthona euphorbiae Schrank., Psylloides cupreata Duft.) и ряд других насекомых. Кроме того, следует исключить ряд насекомых, отсутствующих в рассматриваемой зоне свеклосеяния, но включенных в местные списки вредителей, как-то: черный свекловичный долгоносик (Psalidium maxillosum F.), большой люцерновый долгоносик (Otiorrhynchus ligustici L.) и некоторые другие виды.

С другой стороны, возникла необходимость добавить ряд новых видов насекомых, отмеченных в Средней Азии и Казахстане в качестве вредителей сахарной свеклы[1].

При определении насекомых нам приходилось обращаться за помощью к специалистам-систематикам — Ф. К. Лукьяновичу, Л. В. Арнольди, М. Е. Тер-Минасян, С. И. Медведеву, В. Ф. Палию, И. В. Кожанчикову, А. М. Герасимову, В. Г. Пучкову, Г. Я. Бей-Биенко. Пользуюсь случаем выразить всем поименованным специалистам глубокую благодарность за оказанную ими помощь.

ОТРЯД ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ (LEPIDOPTERA)

Семейство совок (Noctuidae): озимая совка (Agrotis segetum Schiff.), восклицательная совка (A. exclamationis L.), совка-ипсилон (A. ypsilon Rott.), пшеничная совка (Euxoa tritici L.), дикая совка (E. conspicua Hb.), чернопятнистая совка (E. obelisca Sch.), капустная совка (Barathra brassicae L.), совка с-черное (Graphiphora c-nigrum L.), огородная совка (Polia oleraceae L.), донниковая совка (Mamestra dissimilis Knoch.), щавельная совка (Acronycta rumicis L.), клеверная совка (Scotogramma trifolii Rott.), карадрина (Laphygma exigua Hb.), длиннокрылая совка (Xylina exoleta L.), люцерновая совка (Chloridea dipsacea L.), совка-гамма (Phytometra gamma L.), совка-ни (Phytometra ni Hb.).

Семейство огневок (Pyralidae): туркестанский свекольный мотылек (Loxostege nudales Nb.), желтый туркестанский луговой мотылек (L. verticalis L.), луговой мотылек (L. sticticalis L.), кукурузный мотылек (Pyrausta nubilaris Hb.).

Семейство медведиц (Arctiidae): крапчатая медведица (Spilosoma menthastri Esp.), бурая медведица (Arctia caja L.).

ОТРЯД ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫЕ (HYMENOPTERA)

Семейство муравьев (Formicidae): дерновый муравей (Tetramorium caespitum L.), краснощекий муравей (Formica rufibarbis F.), блуждающий муравей (Tapinoma erraticum Latr.).

ОТРЯД ДВУКРЫЛЫЕ (DIPTERA)

Семейство настоящих мух (Muscidae): свекловичная минирующая муха (Pegomya hyosciami Penz.), ростковая муха (Hylemia cilicrura Red.).

ОТРЯД ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (COLEOPTERA)

Семейство жужелиц (Carabidae): волосатая жужелица (Pseudophonus pubescens Müll.).

Семейство мертвоедов (Silphidae): голый мертвоед (Aclypea undata Muell.), матовый мертвоед (A. opaca L.), черный мертвоед (Silpha obscura L.).

Семейство щелкунов (Elateridae): буроногий щелкун (Melanotus brunnipes Germ.), волосистый щелкун (Athous hirtus Hbst.), широкий щелкун (Selatosomus latus F.), серый щелкун (Brachylacon murinus L.)*, черный щелкун (Athous niger L.).

Семейство скрытноедов (Cryptophagidae): свекловичная крошка (Atomaria linearis Steph.).

---

[1] Отмеченные нами впервые в качестве вредителей сахарной свеклы виды насекомых в приводимом ниже списке помечены звездочкой.

Семейство коровок (Coccinellidae): коровка Лихачева (Bulaea Lichatschovi Hum.)*, бахчовая коровка (Epilachna chrysomelina F.)*.

Семейство нарывников, или маек (Meloidae): красноголовая шпанка (Epicauta erythrocephala Pall.), нарывник Фролова (Mylabris frolovi Germ.)*, черная майка (Meloe proscarabaeus L.), пестрая майка (Meloe variegatus Don.), церокома (Cerocoma schreberi F.).

Семейство пыльцеедов (Alleculidae): волосатый пыльцеед (Omophlina hirtipennis Sols.).

Семейство чернотелок (Tenebrionidae): медляк степной (Blaps lethifera Marsh.), широкогрудый медляк (Pedinus femoralis L.), песчаный медляк (Opatrum sabulosum L.), малый медляк (Gonocephalum pusillum F.).

Семейство листоедов (Chrysomelidae): гречишный листоед (Gastroidea polygoni L.), Longitarsus aspergifoliarum Fald., тысячелистниковый листоед (Galeruca kanaceki L.), обыкновенная свекловичная блоха (Chaetocnema breviuscula Fald.), бронзовая свекловичная блоха (Ch. concinna Marsh.), западная свекловичная блоха (Ch. tibialis Ill.), хлебная блоха (Phyllotreta vittula Redt.), Ischyronota desertorum Gebl., Labidostomis beckeri Ws., свекловичная щитоноска (Cassida nebulosa L.), маревая щитоноска (C. nobilis L.).

Семейство долгоносиков, или слоников (Curculionidae): Otiorrhynchus conspersus Germ.*, O. ovatus Germ., O. velutinus Germ, Polydrosus pilifer Hoch.*, листовой слоник (P. obliquatus Fst.)*, волосатый листовой слоник (P. inustus Germ.), зеленый долгоносик (Eusomus ovulum Germ.), узколобый долгоносик (E. beckeri Tourn.), малый коротконос (Foucartia squamulata Herbst), корневой люцерновый слоник (Sitona longulus Gyll.), серый клубеньковый долгоносик (S. crinitus Herbst), полосатый клубеньковый долгоносик (S. lineatus L.), S. callosus Gyll., Mesagroicus auliensis Reitt., Piazomias semenovi Suvor., песчаный слоник (Thylacites pilosus F.), Esamus mniszechi Hoch.*, Megamecus urbanus Gyll.*, M. argentatus Gyll.*, серый азиатский свекловичный долгоносик (Tanymecus convexifrons Men.)[2], Phacephorus argyrostomus Gyll.*, Ph. nubeculosus Fairm.*, свекловичный стеблеед (Lixus subtilis Sturm.), свекольный фрачник (L. incanescens Boh.), L. rubicundus subsp. flavescens Boh., будяковый стеблеед (L. cardui Ol.), L. causticus Fst.*, L. sinuatus Motsch.*, восточный полосатый свекловичный долгоносик (Chromonotus confluens Föhrs.), полосатый долгоносик (Ch. vittatus Zoubk.), Ch. pictus Pall., Ch. humeralis Zoubk.*, чернополосый долгоносик (Conorrhynchus nigrivittis Pall.), карагандинский долгоносик (C. conirostris Gebl.), фальдерманов долгоносик (C. faldermanni Fst.), C. lacerta Chevr., самаркандский свекловичный долгоносик (Temnorhinus brevirostris Gyll.)*, T. hololeucus Pall., T. verecundus Fst., T. elongatus Gebl.*, Eurysternus limis Men.*, Menecleonus signaticollis Gyll.*, туркестанский свекловичный долгоносик (Stephanophorus subfuscus Fst.), S. strabus Gyll., S. crispicollis St., S. verrucosus Gebl.*, S. leucophaeus Men.*, S. lagopus Fahr.*, обыкновенный свекловичный долгоносик (Bothynoderes punctiventris Germ.), восточный свекловичный долгоносик (B. foveicollis Gebl.), B. amicus Fst.*, B. carinifer Fahrs.*, B. vexatus Gyll.*, B. carinatus Zoubk. B. nubeculosus Gyll., полосчатый слоник (Chromoderus fasciatus Müll.), беловатый свекловичный долгоносик (Chromoderus declivis Ol.), Mecaspis darvini Fst.*, Pachycerus madidus Ol., P. desertorum Fst.*, P. obliquatus Fst.*, Rhabdorrhynchus karelini Fahrs.*, Rh. menetriesi Gyll.*, Xanthoprochilus nomas Pall., Isomerus granosus Zoubk.*, Ammocleonus 4-maculatus Mots.*, A. aschabadensis Fst.*, пан-

---

[2] По определению Л. В. Арнольди (1953).

цырный свекловичный долгоносик (Ulobaris loricata Boh.), Neobaris duplicata Boh., алтейный барид (Baris timida Rossi)*, пестрый барид (B. scolopacea Germ.), черный барид (B. memnonia Boh.).

Семейство пластинчатоусых (Scarabaeidae): кравчик Карелина (Lethrus karelini Gebl.), кравчик-коротыш (L. tuberculifrons Ball.)*, L. appendiculatus B. Jac.*, L. costatus Sem.*, казахстанский кукурузный навозник (Pentodon dubius Ball.), Pentodon bidens Pall., июньский хрущ (Amphimallon solstitialis L.), вредный хрущ (Polyphylla adspersa Motsch.), белый хрущ (P. alba Pall.), трехзубчатый хрущ (P. tridentata Pall.), июльский казахстанский хрущ (P. irrorata Gebl.), Malodera holosericea L.*, мартовский хрущ (Melolontha afflicta Ball.), Cyriapertha glabra Gebl.*, богарный хрущ (Rhizotrogus fortis Reitt.)*, Chionosoma parasum Fisch., синяя бронзовка (Potosia turcestanica Krauhz.)*, обыкновенная бронзовка (Cetonia aurata L.), рябая бронзовка (Oxythyrea cinctella Schaum.)*, туркестанская оленка (Tropinota turcestanica Rtt.)*, пятнистая бронзовка (Stalagmosoma albellum Pall.*).

ОТРЯД НАСТОЯЩИЕ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ, ИЛИ КЛОПЫ (HEMIPTERA — HETEROPTERA)

Семейство щитников (Pentatomidae): Carpocoris fuscispinus Boh., Graphosoma italicum Müll., Palomena prasina L., Brachynema virens Klug.*.

Семейство краевиков (Coreidae): ревеневый клоп (Mesocerus marginatus L.), Corizus hyoscyami L.

Семейство Ligaeidae: Spilostethus rubriceps Horv., горчичный клоп (S. equestris L.).

Семейство Piesmidae: маревый клоп (Piesma quadrata Fieb.)*, P. capitata Wolff.

Семейство слепняков (Miridae): люцерновый клопик (Adelphocoris lineolatus G.), полевой клопик (Lygus pratensis Fall.), свекловичный клопик (Poeciloscytus cognatus Fieb.), Poeciloscytus vulneratus Panz., зеленый свекловичный клопик (Orthotylus flavesparsus C. Sahlb.).

ОТРЯД ХОБОТНЫЕ (HOMOPTERA)

Подотряд цикадовые (Cicadodea)

Семейство Eupterygidae: Chlorita bipunctata Osh., зеленая цикадка (Ch. flavescens L.), Ch. solani Curt.

Семейство Jassidae: шеститочечная цикадка (Cicadula sexnotata Fall.), полосатая цикадка (Deltocephalus striatus L.).

Семейство Cixiidae: Olarus leporinus L., O. paliens Germ.

Семейство Delphacidae: Liburnia pellucida F., L. striatella Fall.

Подотряд тли (Aphidodea)

Семейство Aphididae: свекловичная тля (Aphis fabae Scop.), бахчовая тля (A. gossipii Glov.), корневая тля (Triphidaphus phaseoli Pass.), оранжерейная тля (Myzodes persicae Sulz.).

Подотряд червецы, или щитовки (Coccodea)

Семейство мучнистых червецов, или войлочников (Pseudococcidae): червец Комстока (Pseudococcus comstoki Kuw.).

Семейство ложнощитовок (Coccidae): щитковая тля (Lecanium corni Bouche).

ОТРЯД ПУЗЫРЕНОГИЕ, ИЛИ ТРИПСЫ (THYSANOPTERA)

Семейство Thripidae: табачный трипс (Thrips tabaci Lind).

ОТРЯД КОЖИСТОКРЫЛЫЕ, ИЛИ УХОВЕРТКИ (DERMATOPTERA)

Семейство Forficulidae: огородная уховертка (Forficula tomis Kol.).

ОТРЯД ПРЫГАЮЩИЕ ПРЯМОКРЫЛЫЕ (SALTATORIA)

Подотряд кузнечиковые (Tettigoniodea)

Семейство Tettigonidae: длиннохвостый кузнечик (Phasgonura caudata caudata Charp.), зеленый кузнечик (Ph. viridissima L.), пестрый кузнечик (Tettigonia verrucivora verrucivora L.).

Подотряд сверчковые (Gryllodea)

Семейство Gryllidae: полевой сверчок (Gryllus desertus Pall.), бордосский сверчок (Acheta burdigalensis Luhz.).

Семейство медведок (Gryllotalpidae): туркестанская медведка (Gryllotalpa unispina Sauss.), обыкновенная медведка (G. gryllotalpa L.), восточная медведка (G. afflicta P. Beauvois)*.

Подотряд саранчовые (Acridodea)

Семейство Acrididae: мароккская кобылка (Dociostaurus maroccanus Thunb.), азиатская саранча (Locusta migratoria migratoria L.), полосатая кобылка (Oedaleus decorus Germ.), пустынная саранча (Schistocerca gregaria Forsk.), прус обыкновенный (Calliptamus italicus italicus L.), прус богарный (C. turanicus Tarb.)*.

Приведенный список, конечно, не исчерпывает всего видового состава рассматриваемого нами комплекса насекомых и, несомненно, должен быть в дальнейшем пополнен еще новыми видами. В частности, это касается, например, таких малоизученных в Средней Азии и Казахстане семейств, как щелкуны, чернотелки, пластинчатоусые, личинки которых из местной фауны до настоящего времени еще не описаны и в ряде случаев не поддаются определению.

Тем не менее приведенный перечень полностью охватывает все виды, проявившие себя как серьезные вредители свеклы в рассматриваемой зоне свеклосеяния, повреждения от которых часто приводили к значительным изреживаниям посевов, а в ряде случаев — и к полной их гибели. В систематическом порядке список наиболее вредных видов, дававших вспышки массовых размножений и наносивших серьезный ущерб свеклосеящим хозяйствам, может быть приведен в следующем виде: озимая, дикая и клеверная совки, карадрина, туркестанский свекольный мотылек, свекловичная минирующая муха, коровка Лихачева, красноголовая шпанка, обыкновенная свекловичная блоха, серый азиатский свекловичный долгоносик, Phacephorus nubeculosus Fairm., свекловичный стеблеед, свекловичный фрачник, восточный полосатый, туркестанский, самаркандский, обыкновенный, беловатый и панцырный свекловичные долгоносики, июньский хрущ, туркестанский кукурузный навозник, вредный хрущ, свекловичный клопик, полевой сверчок, прус обыкновенный.

Тем не менее степень адаптации различных насекомых к сахарной свекле чрезвычайно различна. Наряду с большим числом видов, являющихся лишь временными посетителями свекловичных полей, переходящими на посевы главным образом лишь в имагинальной ста-

дии, хотя и наносящих иногда серьезные повреждения (таких, например, как некоторые долгоносики — Polydrosus pilifer Hoch., серый азиатский свекловичный долгоносик, ряд видов Otiorrhynchus, Sitona, Eusomus; или жуки нарывников — красноголовая шпанка, нарывник Фролова; из других жуков — коровка Лихачева, из сверчковых — полевой сверчок, прус обыкновенный и некоторые другие насекомые), имеются также виды, приспособившиеся к жизни на свекле во всех стадиях своего развития. К таким могут быть отнесены свекольный мотылек, свекловичный стеблеед, свекловичный фрачник, свекловичный панцырный и самаркандский долгоносики, пестрый барид, обыкновенная свекловичная блоха, свекловичная минирующая муха, свекловичный и некоторые другие клопики, цикадки и ряд других насекомых.

Однако существует очень большое число видов как многоядных, так и специализированных вредителей, которые хотя и переходят на посевы свеклы и даже оставляют здесь в массе свое потомство, но сильно вредить не могут, так как потомство оказывается нежизнеспособным и, как правило, погибает на первых стадиях своего развития. Это в большинстве своем виды, развитие преимагинальных фаз которых связано с почвой. Развитию их на посевах свеклы в условиях орошаемого земледелия препятствуют обработка почвы и главным образом поливы, создающие губительный гидротермический и особенно воздушный режим.

В частности, к таким насекомым относятся подгрызающие совки — озимая, дикая и другие виды, из долгоносиков — обыкновенный свекловичный, туркестанский и близкие к ним виды из подсемейства Cleoninae, ряд таких видов хрущей, как июньский, вредный, почти все щелкуны, чернотелки и другие насекомые, развивающиеся в почве.

Отмеченное в некоторых случаях выживание части популяции этих насекомых на посевах, как показали наблюдения, происходит только в местах поля, не заливаемых в сильной степени поливными водами. Главным образом это наблюдается по краям посевов, на буграх и других положительных элементах рельефа либо в случае задержки с поливами, что приводит иногда к значительным повреждениям от таких, например, вредителей, как озимая и дикая совки, личинки июньского хруща, кукурузного навозника и др.

Анализ существующей инсектофауны, основанный на длительных наблюдениях, позволяет заключить, что формирование ее происходило в основном из двух источников: с одной стороны, — за счет насекомых-полифагов, развивавшихся до этого главным образом на различной культурной растительности, и, с другой стороны, — в результате перехода на свеклу с родственной ей дикорастущей растительности насекомых-олигофагов, составивших контингент специализированных вредителей. К первым может быть отнесен весь комплекс подгрызающих и листогрызущих совок, огневок, чернотелок, щелкунов, почти всех пластинчатоусых, большинство видов клопов, цикад, прямокрылых и тому подобных многоядных насекомых.

Из числа специализированных вредителей, составляющих вторую группу, могут быть указаны почти все долгоносики, жуки большинства видов блох, коровка Лихачева, свекловичная минирующая муха, свекловичная крошка, свекловичный клопик и ряд других насекомых.

Формированию фауны последних в значительной мере способствовало большое насыщение территории Средней Азии и Казахстана массой видов разнообразной ксерофитной и галофитной растительности, составляющей здесь обширную группу солянковых, или маревых (Chenopodiaceae), родиной которых, как и сахарной свеклы, относящейся к этому семейству, является Средняя Азия. Вследствие этого

посевы сахарной свеклы явились для местных условий ценозом, во многих отношениях сходным с естественными, концентрирующими большое число трофически близких видов насекомых.

Разнообразие видового состава фауны обусловлено к тому же географическим местоположением посевов свеклы в рассматриваемой зоне. Располагаясь в виде цепи несмыкающихся очагов, идущей с юго-запада на северо-восток, в целом посевы свеклы находились в пределах огромной территории, простирающейся между 65—82° в. д. и 39—47° с. ш. Занимая полосу горных и предгорных степей, начинаясь на северо-востоке у подножья отрогов Джунгарского, а затем Заилийского Ала-Тау, зона посевов проходит между Чу-Илийскими горами и Киргизским Ала-Тау, далее у Таласского Ала-Тау и, наконец, на самом юго-западе — у отрогов Туркестанского и Зеравшанского хребтов. С противоположной от гор стороны почти на всем протяжении зона граничит с открытой равниной; в северо-восточной части — с песками Прибалхашья — Сары-Ишик и затем с песками Муюн-Кум Голодной степи, а на крайнем юго-западе — с песками Кызыл-Кум.

В связи с таким большим диапазоном в широтном и долготном отношении, осложняющимся к тому же общей орографией, зона свеклосеяния в различных своих частях характеризуется крайне разнообразными климатическими и почвенными условиями, а также большой пестротой растительных группировок культурного и естественного происхождения.

Пестрота эта наложила свой отпечаток и на фауну отдельных областей и районов; это относится как к фауне в целом, так и к комплексу насекомых — вредителей сахарной свеклы.

Тем не менее в отношении эврибионтных насекомых, какими являются в большей части случаев многоядные формы, фауна свеклы довольно однородна и обнаруживает во всех частях зоны много общих компонентов. Так, например, из полифагов во всех частях зоны распространены почти все чешуекрылые, двукрылые, большинство щелкунов, чернотелок, пластинчатоусых, клопов, цикад, тлей, саранчовых и тому подобных многоядных насекомых. Из олигофагов — такие массовые виды, как обыкновенный свекловичный, туркестанский, беловатый и перевязчатый долгоносики, свекловичные стеблеед и фрачник, панцырный свекловичный долгоносик, пестрый барид, обыкновенная свекловичная блоха, свекловичный клопик, свекловичная минирующая муха и многие другие.

В противоположность широкому распространению видов этой группы для большинства видов отмечается довольно хорошо выраженное постепенное снижение численности особей, наблюдающееся в пределах зоны с юго-запада к северо-востоку. Так, например, в северо-восточных ее областях почти никогда не давали вспышек массового размножения такие распространенные здесь насекомые, как карадрина, свекловичная минирующая муха, коровка Лихачева, нарывник Фролова, обыкновенная свекловичная блоха, свекловичные стеблееды — обыкновенный и свекловичный фрачник, обыкновенный свекловичный и панцырный долгоносики и ряд других видов, которые в более южных областях зоны нередко являлись бичом свекловичных полей. Исключение представляют лишь такие космополиты, как озимая и клеверная совки, июньский хрущ и немногие другие виды, дававшие вспышки массовых размножений во всех частях ареала.

Изменение численности в указанном направлении отмечается и у большинства олигофагов, у которых к тому же такая закономерность сохраняется и в качественном отношении. Особенно хорошо это иллюстрируется на примере долгоносиков, обнаруживающих по

направлению к юго-востоку зоны как значительное увеличение числа представителей отдельных родов, так и наличие в составе фауны этих областей совершенно эндемичных видов и даже родов³. Так, например, в крайних северо-восточных областях зоны (Талды-Курганская область Казахстана) род Bothynoderes Schönh. представлен лишь двумя видами — обыкновенным и восточным свекловичными долгоносиками, по направлению же к юго-западу уже в Алма-Атинской и Джамбулской областях Казахстана и во Фрунзенской области Киргизии он пополняется такими видами, как Bothynoderes amicus Fst., B.carinatus Zoubk., B. nubeculosus Gyll., B.obliquatus Germ., а в крайних юго-западных областях, кроме того, видами B. carinifer Fahrs. и B. vexatus Gyll. Род Stephanophorus Chevr., имеющий в крайних северо-восточных и центральных областях лишь двух представителей — туркестанского свекловичного долгоносика и Stephanophorus crispicollis St., на крайнем юго-западе представлен еще четырьмя видами: S. strabus Gyll., S. verrucosus Gyll., S. leucophaeus Gyll. и S. lagopus Fahrs., — не считая большого числа видов, не входящих в состав вредителей сахарной свеклы, и т. д.

В качестве эндемичных родов, не имеющих своих представителей в фауне центральных и северных областей свеклосеяния, для юго-западных областей могут быть указаны Phacephorus Schönh., Eurysternus Faust., Menecleonus Fst., Rhabdorrhynchus Mots., Dicranotropis Fst. и др.

Причины, обусловливающие количественное распределение насекомых в пределах зоны, заключаются главным образом в климатических условиях, сочетание которых для большинства насекомых складывается более благоприятно по направлению к югу. Для олигофагов, кроме того, это связано с наличием сохранившихся еще в более южных районах огромных пространств в пределах культурной зоны, занятых естественными ценозами, служащими здесь неисчерпаемым резервом для многих вредителей.

Содержащееся в них к тому же значительно большее число растительных форм по сравнению с более северными областями обусловливает и разнообразие видового состава отдельных групп насекомых и, в частности, таких, как представители семейства долгоносиков и ряд других специализированных вредителей.

Все вышеизложенное может послужить исходным материалом для эколого-фаунистического районирования и составления прогнозов формирования комплексов вредителей при освоении новых земель в ближайших к рассматриваемой нами зоне районах.

Литература

Алеева М. Н., 1953. Долгоносики, вредящие сахарной свекле в Джамбулской области Казахской ССР. Тр. Республик. станции защиты раст. Каз. фил. ВАСХНИЛ, Алма-Ата.

Александров Д. Н., 1946. Вредители сахарной свеклы и меры борьбы с ними. в кн. Агротехника сахарной свеклы в орошаемых районах Казахской ССР, Алма-Ата.

---

³ Для установления ареалов распространения долгоносиков, отмеченных в качестве вредителей сахарной свеклы, были использованы наши собственные сборы, проведенные в Средней Азии и Казахстане с 1936 по 1954 г., сборы пяти энтомологических наблюдательных пунктов ВНИС, расположенных во всех свеклосеющих областях рассматриваемой зоны и проводивших работу с 1952 по 1954 г., коллекция Зоологического института АН СССР (Ленинград), коллекция Узбекской станции защиты растений ВИЗР (Ташкент), сборы кафедры энтомологии Ташкентского сельскохозяйственного института, сборы лаборатории энтомологии Института зоологии и паразитологии Киргизского филиала АН СССР и ряд других небольших коллекций и сборов. Данные о распространении ряда видов нам любезно сообщили Л. В. Арнольди и О. Л. Крыжановский.

Антова Ю. К., Родд А. В., Гуссаковский В. В., 1933. Вредители богарных культур в Средней Азии, М.—Ташкент.
Бруннер Ю. Н., 1947. Коровка Лихачева как вредитель сахарной свеклы, Сов. агрономия, № 3. — 1947а. Жук коровка Лихачева — опасный вредитель сахарной свеклы в Киргизии и меры борьбы с ним, Фрунзе. — 1947б. Свекловичные блохи и меры борьбы с ними, Фрунзе. — 1952. Насекомые — вредители сахарной свеклы в Киргизии и меры борьбы с ними, Фрунзе.
Бушуев М. М., 1911. Повреждения хлопчатника, люцерны, свеклы и других растений гусеницами в Голодной Степи, Туркестанск. сельск. хоз-во, № 8.
Васильев Е. М., 1906. Предварительные сведения о вредителях сахарной свекловицы в Туркестане, Вест. сахарн. промышл., № 39. — 1914. Два новых для России вредителя сахарной свекловицы из Туркестана, там же, № 3.
Гижицкий Я. К., 1936. Несколько слов о желтом луговом мотыльке, Свекловичн. полеводство, № 6.—1940. Беловатый долгоносик Chromoderus declivis Ol. как вредитель сахарной свеклы в Киргизии, Тр. Киргизск. гос. селекц. станции, вып. 1, Фрунзе — Казань. — 1940а. Главнейшие свекловичные долгоносики Киргизии и меры борьбы с ними, Фрунзе. — 1941. Красноголовая шпанка и меры борьбы с нею, Фрунзе. — 1941а. Озимая совка в Чуйской долине, Тр. Киргизск. гос. селекц. станции, вып. II, Фрунзе.
Дьяконов А. М., 1944. Определитель вредителей свекловицы Средней Азии и Казахстана, Алма-Ата.
Журавлева И. А., 1953. Вредители сахарной свеклы в Узбекистане, Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН Узбек. ССР, т. 1, Ташкент.
Зверезомб-Зубовский Е. В., 1934. К энтомологической характеристике новых районов свеклосеяния, Сов. сахар, № 5—6.
Кабакчи Б. П., 1938. Новый вредитель сахарной свеклы Ulobaris loricata Boh., Защита раст., № 16.
Лукьянович Ф. К., 1940. Географическое распространение и природные очаги свекловичного долгоносика, Экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», Тез. докл., Киев.
Павловский Е. Н. (ред.) 1949. Вредные насекомые Средней Азии (справочник), М. — Л.
Плотников В. И. 1926. Насекомые, вредящие хозяйственным растениям в Средней Азии, Ташкент.
Яхонтов В. В., 1929. Список вредителей хозяйственных растений Бухарского округа и зарегистрированных на них хищников и паразитов, Тр. Шарабудск. опытн. с.-х. станции, Ташкент.—1953. Вредители сельскохозяйственных растений и продуктов Средней Азии и борьба с ними, Ташкент.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ НАСЕКОМЫХ В РАЗЛИЧНЫХ ЛАНДШАФТНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЗОНАХ УКРАИНЫ

С. И. МЕДВЕДЕВ

Кафедра энтомологии Харьковского государственного университета им. А. М. Горького

По вопросу о распространении различных жизненных форм насекомых в разных условиях среды имеется достаточно обширная литература, так же как и по характеристике самых жизненных форм (по отношению к температуре, влажности, освещению, почве и т. д.). Тем не менее некоторые вопросы до сих пор остаются неясными, в частности такие вопросы, как понятие о ксерофилах, мезофилах, гигрофилах. Разрешение этих вопросов имеет не только теоретическое, но и практическое значение, поскольку правильное понимание места насекомого в биоценозе, знание его требований к условиям среды позволяют делать правильные прогнозы о возможном его развитии и поведении при определенных хозяйственных мероприятиях.

В данной работе рассматривается распространение некоторых жизненных форм насекомых в ландшафтно-географических зонах Украины, а также делается попытка разобраться в отдельных неясностях и затруднениях, которые встречаются при определении тех или иных жизненных форм.

Рассмотрим прежде всего вопрос о значении некоторых факторов среды для распространения и распределения по биотопам насекомых, имея в виду совместное действие этих факторов.

Влажность (действующая совместно с температурой) является одним из важнейших факторов среды, влияющим на распространение насекомых в различных климатических зонах и распределение их по элементам рельефа. Несмотря на большое количество литературы по этому вопросу, в отношении насекомых он изучен еще очень недостаточно.

Говоря о понятии «ксерофил», К. В. Арнольди (1952) указывает, что ботаники придают ему морфологическое содержание. Это должно иметь место и в отношении насекомых, однако вопрос этот остается до сих пор почти не разработанным. Поэтому обычно судят о ксерофилии (так же как и о мезо- или гигрофилии) насекомых по предпочитаемым биотопам, суточному и сезонному ритму и т. д.

В сущности говоря, ксерофилия, мезофилия или гигрофилия у насекомых — это приспособление к жизни в определенных условиях влажности. При этом следует иметь в виду, что эти условия не являются постоянными, а находятся в зависимости от условий температуры, а именно — при повышении температуры насекомое требует и более высокой относительной влажности.

Приспособления к жизни в определенных условиях влажности могут быть различными. Ниже приводим их описание.

1. Способность использовать минимальное количество влаги при ее дефиците и способность сохранять ее в нормальном количестве в тканях тела. Такого рода приспособления, очевидно, должны быть связаны с определенными морфологическими признаками. У насекомых такого рода приспособления, повидимому, очень широко распространены. Виды, не имеющие таких приспособлений, не способны жить в условиях дефицита влаги, из видов же, имеющих такие приспособления, одни могут существовать только в условиях недостаточной влажности (стенобионтные ксерофилы), другие же могут существовать также в условиях достаточной и даже избыточной влажности (эврибионтные ксерофилы).

2. Способность к более или менее значительной потере влаги, содержащейся в тканях тела, без вреда для жизни организма. Такого рода приспособления имеются, как известно, у тихоходок, некоторых наземных моллюсков, дождевых червей, пиявок, некоторых личинок насекомых. Вообще же эти приспособления у насекомых имеют очень ограниченное распространение.

3. Сезонная приуроченность активных стадий — явление весьма распространенное в мире насекомых. Обычно такого рода приуроченность связана с условиями не только влажности, но и температуры. У мезофилов активные стадии приурочены к более влажным сезонам (при выпадении большего количества осадков или при более низкой температуре и более высокой относительной влажности воздуха), у ксерофилов же — к более сухим сезонам (в связи с меньшим количеством осадков или более высокими температурами и более низкой относительной влажностью воздуха). Такого рода сезонность наиболее резко выражена в зонах с недостаточным увлажнением и высокими летними температурами. Так, ранневесенняя фауна в условиях юга степной зоны Украины не является термофильной и живет, как правило, в условиях относительно высокой влажности; в такой же мере это относится и к позднеосенней фауне. Казалось бы, что насекомые, относящиеся к ранневесенним или позднеосенним формам, должны иметь очень широкое распространение, поскольку соответствующие условия имеются в различных зонах умеренного и отчасти — холодного пояса. Между тем большинство видов, принадлежащих к этим сезонным формам, приурочено к немногим зонам (или даже к одной). При этом специфические ранневесенняя и позднеосенняя фауны достигают большего развития в более южных зонах умеренного пояса, а зимняя фауна, за исключением некоторых широко распространенных форм (некоторые Collembola, Boreus sp. sp., Petaurista hiemalis De Geer, Pollenia rudis F. и некоторые другие), более или менее хорошо представлена лишь в субтропиках. Характерно, что представители зимней фауны среднеазиатских пустынь (например, Кара-Кумов) не распространяются к северу от последних; ранневесенние виды степной зоны (Aphodius rotundangulus Reitt., A. citellorum Sem. et Medv., A. transvolgensis Sem., Onthophagus lucidus Ill., O. leucostigma Stev., O. ponticus Har., Rhizotrogus aequinoctialis Hrbst, Amphicoma vulpes F., Dolerus ciliatus и многие другие), так же как позднеосенние (Aphodius affinis Panz., Deuterotinea casanella Ev., Acalia provata Hb., Ulochlena hirta Hb.), не распространяются или мало распространяются к северу от степной зоны, а ранневесенний Holochelus subseriatus Reitt. не идет к северу от горного Крыма и предгорий Кавказа. С другой стороны, можно указать некоторые ранневесенние формы, которые распространены преимущественно в зонах тайги и смешанных и широколиственных лесов, отчасти в лесостепи и не заходят в степную зону (Brephos parthenias L., Endromis versicolora L.). В то же время некоторые ранневесенние или

позднеосенние формы очень широко распространены (зимняя пяденица — Operophtera brumata L. — от тайги до Крыма и Кавказа). Причины ограниченного распространения таких форм могут быть различными: для южных форм проникновение на север может лимитироваться недостаточной холодостойкостью зимующих стадий, недостатком суммы эффективных температур в течение вегетационного периода (для насекомых с однолетним или более коротким циклом), для северных форм проникновение на юг лимитируется высокими летними температурами и недостатком влажности.

У некоторых широко распространенных видов можно отметить различную сезонную приуроченность в разных зонах: так, Aphodius fimetarius L. в лесной и лесостепной зонах встречается непрерывно с ранней весны до поздней осени, в то время как на крайнем юге степной зоны Украины (Аскания-Нова), в условиях более теплого и засушливого климата, он встречается весной (апрель — середина мая) и осенью (конец сентября — начало ноября), т. е. не наблюдается в активном состоянии в течение наиболее теплых месяцев года, когда среднесуточная температура превышает 17,5°, а относительная влажность воздуха бывает в среднем ниже 75%.

4. Способность насекомых избегать крайних условий, при которых существование данного вида невозможно. В основном это использование экоклимата и микроклимата. Такого рода приспособления среди насекомых широко распространены. Так, в условиях недостатка влаги мезофилы и гигрофилы могут использовать все подходящие условия, например скрываться под камнями (многие виды жужелиц, мокрицы), мертвым покровом, экскрементами животных, прятаться в почве, в норах грызунов (мезофильный сверчок Gryllomorpha miramae Medv., встречающийся в засушливых степях юга Украины, живет в норах сусликов). Сюда же можно отнести переход у некоторых насекомых к ночному образу жизни в условиях высоких температур и низкой влажности (см. ниже). Отмечено также (Медведев, Тремль, Божко, Шапиро, 1953), что некоторые широко распространенные галлообразующие тли в большом количестве встречаются в засушливых степных районах, в то время как виды, ведущие открытый образ жизни, засуху выносят значительно хуже.

Однако если руководствоваться только этими показателями, то одни и те же виды в одних зонах будут вести себя как ксерофилы, в других — как мезофилы и даже гигрофилы. Этот вопрос был хорошо разработан Г. Я. Бей-Биенко на примере саранчовых Западной Сибири (1930), где была показана закономерность смены стаций саранчовыми в разных ландшафтно-географических зонах. Это «правило зональной смены стаций» Г. Я. Бей-Биенко было впоследствии подтверждено на большом количестве объектов из различных отрядов насекомых.

Поэтому при отнесении насекомых к ксеро-, мезо- или гигрофилам для придания определенности этим понятиям необходимо руководствоваться приуроченностью насекомого к господствующим (типичным) условиям определенной ландшафтно-географической зоны. При таком условии ксерофилами являются обитатели плато в зонах с недостаточным увлажнением (менее 450 мм) и высокими летними температурами, т. е. в пустынях, полупустынях и засушливых степях (подзоны типчаково-ковыльная и полынно-типчаково-ковыльная). В зонах и подзонах с более влажным и менее теплым климатом такие виды приурочены к участкам, которые по своему микроклимату приближаются к типичным условиям указанных выше зон. Одновременно ксерофилы всегда являются и более или менее термофильными формами.

Мезофилы — специфические обитатели плато зон с достаточным увлажнением, а именно настоящих степей (подзоны разнотравно тип-

чаково-ковыльной степи, где выпадает 450—500 мм осадков), луговых степей, широколиственных лесов и тайги. В более сухих подзонах, где также господствуют более высокие летние температуры, такие формы приурочены к пониженному рельефу, в условиях же более низких летних температур они приурочены к наиболее сухим и лучше прогреваемым участкам. Сюда относятся формы различной теплолюбивости, но настоящих холодолюбивых видов среди них нет.

Гигрофилы всегда приурочены к условиям избыточного увлажнения. Во всех зонах — от пустынь до тайги — приурочены к пониженному рельефу. Виды, распространяющиеся в зону тундры, повидимому, могут там жить в условиях плато. Сюда относятся различные формы — от холодолюбивых до резко выраженных термофильных.

Гидрофилы — во всех зонах обитатели водной среды; к температурным условиям имеют самые различные требования.

В пределах этих групп насекомых имеется большое разнообразие в отношении их требований к условиям влажности; в связи с этим каждую из групп можно подразделить на ряд подгрупп, о чем и будет сказано ниже.

I. Ксерофилы

1. П у с т ы н н ы е к с е р о ф и л ы — обитатели типичных условий пустынь. Это высшая степень развития ксерофилии. Вне пустынь некоторые представители этой группы ксерофилов встречаются в интразональных биотопах (преимущественно в степной зоне), которые по своим условиям приближаются к пустыне, — например на сухих подвижных и слабо заросших песках надлуговых речных террас.

В степной зоне Украины пустынные ксерофилы представлены очень слабо и приурочены к пескам надлуговых речных террас, где они придерживаются сухих участков с изреженным растительным покровом. Сюда относятся Byrsinus fossor M. R., Anomala errans F., Polyphylla alba Pall., Chioneosoma pulvereum Knoch., Anatolica eremita Stev., A. abbreviata Gebl., Satanas gigas Ev.

Некоторые виды, явно относящиеся к этой группе, характерны лишь для интразональных биотопов пустынного типа, в зоне же пустынь отсутствуют. Такие виды, видимо, являются аутохтонами определенных интразональных участков с пустынными условиями. Для примера можно указать Mothon sarmaticus Sem. et. Medv. — эндемика Нижнеднепровских песков.

2. П о л у п у с т ы н н ы е к с е р о ф и л ы — обитатели типичных условий полупустыни. В степной зоне характерны для солонцов, каштановых почв, ксерофитизированных участков (например, выпасов), южных склонов, известняковых и меловых обнажений, иногда — песков. Здесь они лучше представлены, чем пустынные ксерофилы; при этом слабее они представлены в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльной степи, значительно лучше — в подзоне типчаково-ковыльной степи и лучше всего — в подзоне полынно-типчаково-ковыльной степи, которая по ряду фаунистических признаков представляет переход к полупустыне. Характерными представителями этой группы являются Glaphyrus oxypterus Pall. Adoretus nigrifrons Stev., Potosia karelini Zubk., Sphenoptera exarata F. W., Cryptocephalus ergenensis F. Mor., C. sareptanus F. Mor. В степной зоне Украины из этой группы встречаются такие виды, как, например, Dociostaurus maroccanus Thunb., Cicada querula Pall., Nabis sareptanus Dohrn., Bagrada stolida Horv., Harpalus splendens Gebl., H. akinini Tschitsch., Aphodius aequalis A. Schm., Ceratophyus polyceros Pall. (пески), Pentodon bidens Pall., Heteroderus bicarinatus Reitt., Agrilus sericans Kiesw., Cryptocephalus gamma

H. Sch., Phyllotreta turcmenica schreineri Jacobs., Ischironota deseriorum Gebl., Cassida parvula Boh., Megamecus argentatus Gyll., Themnorrhinus hololeucus Pall., Triphysa phryne Pall., Aspilates mundataria Cr., Rhodometra anthophilaria Hb. и некоторые другие.

3. Степные ксерофилы — типичные обитатели плато подзоны типчаково-ковыльной и полынно-типчаково-ковыльной степи. Если эти виды встречаются в зоне полупустынь и пустынь, то они приурочены к пониженному рельефу с лучшими условиями увлажнения: так же они ведут себя и в условиях интразональных биотопов, приближающихся по условиям к пустынным, в пределах степной зоны. В подзоне разнотравно-типчаково-ковыльной степи предпочитают участки плато с более изреженным травостоем (каменистые, солонцеватые, после выпаса скота) или же интразональные биотопы, приближающиеся по своим условиям к типчаково-ковыльной степи (склоны балок южной экспозиции, выходы мела, известняков, песчаников, возвышенные сухие пески речных террас). В лесостепи немногочисленны и в основном приурочены к склонам балок южной экспозиции и возвышенным сухим пескам. Для примера можно указать Mantis religiosa L., Ameles taurica Jak., Empusa fasciata Br. W., Metrioptera affinis Fieb., M. medvedevi Miram, Calliptamus italicus italicus L., C. barbarus barbarus Costa, Asiotmethis tauricus steppensis Shum., Omocestus petreus Bris., Euchorthippus pulvinatus F. W., Oedaleus decorus Germ., Platymetopius rostratus H. Sch., Chanithus pannonicus Germ., Lasicoris apicimacula Costa, Myrmus hirsutus Jak., Chorosoma schillingi Schill., Odontotarsus purpureolineatus Rossi, Cicindela atrata Pall., Carabus bessarabicus F. W., C. hungaricus mingens Quens., Calosoma denticolle Gebl., Notiophilus laticollis Chaud., Acinopus laevigatus Mén., Amara crenata Dej., Cymindis lineata Quens., C. variolosa F., Gnathoncus suturifer Reitt., Saprinus externus F. W., Pachylister inaequalis Ol., Aphodius sulcatus F., A. punctipennis Er., Gymnopleurus mopsus Pall., Onthophagus tesquorum Sem. et Medv., O. ponticus Har., O. leucostigma Stev., Oniticellus pallipes F., Caccobius histeroides Mén., Onitis damoetas Stev., Chironitis hungaricus Hrbst, Anisoplia campicola Mén., A. zwicki Fisch., Amphicoma vulpes F., Potosia hungarica Hrbst, Melanotus fusciceps Gyll., Sphenoptera substriata Kryn., S. basalis Mor., Anthaxia hypomelaena Ill., Henicopus pilosus Scop., Dolichosoma simile Brullé, Coccinula sinuatomarginata Fald., Mycterus tibialis Küst., Macrosiagon tricuspidatum Lepech., Rhipidophorus subdipterus Bosc., Mycetochara gracilis Fald., Podonta daghestanica Reitt., Tentyria taurica Tausch., Prosodes obtusus F., Pimelia subglobosa Pall., Gonocephalum pusillum F., Phytoecia faldermanni Fald., Dorcadion caucasicum Küst., D. pusillum Küst., Labidostomis beckeri Wse, Clytra atraphaxidis Pall., Cryptocephalus lateralis Suffr., Phyllotreta weiseana Jacobs., Nemonyx lepturoides F., Otiorrhynchus brunneus Stev., Prochus porcellus Boh., Stomodes tolutarius Boh., Eusomus acuminatus Boh., Rhabdorrhynchus karelini Fahr., Cataglyphis cursor aenescens Nyl., Proformica nasuta Nyl., Nemestrinus caucasicus Fisch., Cledeobia moldavica Esp., Satyrus briseis L., Zegris eupheme Esp., Ulochlena hirta Hb., Aedophron rhodites Ev., Cucullia argentina F., C. splendida Cr., C. magnifica Frr. и др.

4. Эврибионтные ксерофилы — обитатели типичных условий в зонах с недостаточным увлажнением, которые способны (при условии высоких летних температур) жить в условиях достаточного, а иногда и избыточного увлажнения. Это, если можно так выразиться, влаговыносливые формы ксерофилов. В засушливых подзонах степной зоны (типчаково-ковыльной и полынно-типчаково-ковыльной степях) они являются характерными обитателями плато, но могут жить также в подах, на лугах и болотах речных пойм, на морских побережьях. В подзоне разнотравно-типчаково-ковыльной степи они распространены

повсеместно на плато и сухих песках речных террас; на пониженных же, достаточно увлажненных участках встречаются гораздо реже. В лесостепи в основном характерны для сухих склонов южной экспозиции и возвышенных песков. Для примера укажем Dociostaurus brevicollis Ev., Macropsis nana H. S., Doratura homophyla Flor., Aelia rostrata Boh., Carpocoris fuscispinus Boh., Scarabaeus sacer L., Onthophagus taurus Schreb., Pentodon idiota Hrbst, Epicometis hirta Poda, Bulaea lichatshovi Humm., Mylabris quadripunctata L., M. variabilis Pall., Omophlus proteus Kirsch., Coptocephala unifasciata Scop., Chilotoma erythrostoma Fald., Entomoscelis adonidis Pall., Neophaedon pyritosus Scop., Phyllotreta erysimi Wse, Aphthona nigriscutis Foudr., Longitarsus pellucidus Foudr., Chaetocnema breviuscula Fald., Psylloides cyanoptera Ill., Cassida prasina Suffr., Euspermophagus sericeus Geoffr., Otiorrhynchus conspersus Germ., Mylacus rotundatus F., Eusomus ovulum Germ., Cleonus piger Scop., Myorrhinus albolineatus F., Nomia diversipes Latr., Tapinoma erraticum Latr., Pieris daplidicae L., Argynnis pandora Schiff., Lasiocampa trifolii Esp.

II. Мезофилы

5. Слабомезофильные степные формы нерезко отличаются от ксерофилов и представляют как бы переходную группу. В условиях южного варианта подзоны типчаково-ковыльной степи, на лёссовом плато, приурочены к незначительным понижениям и склонам более значительных понижений (подов); широко распространены на распаханных участках плато (в связи с увеличением влажности верхнего слоя почвы). В северном варианте типчаково-ковыльной степи и в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльной степи они широко распространены в типичных условиях лёссового плато. В лесостепной зоне встречаются на плато луговых степей и склонах южной экспозиции. На песках надлуговых речных террас предпочитают слегка пониженные участки, в речных поймах приурочены к прирусловым пескам и отчасти к лугам высокого уровня центральной поймы. Сюда, например, относятся Metrioptera vittata Charp., Antherastes pusilla Miram, Chorthippus macrocerus F. W., Graphocraeus ventralis Fall., Adelphocoris lineolatus Goeze, Poeciloscytus brevicornis Reut., Sciocoris cursitans F., Eurydema festiva L., Canthophorus dubius Scop., Harpalus distinguendus Duft., H. smaragdinus Duft., H. rubripes Duft., Anisoplia austriaca Hrbst, Probaticus subrugosus Duft., Crypticus quisquilius L., Dorcadion carinatum Pall, Pachybrachys probus Wse и др. Все виды этой группы являются более или менее теплолюбивыми формами.

6. Степные мезофилы (типичные, хорошо выраженные) в полынно-типчаково-ковыльной степи и южном варианте типчаково-ковыльной степи приурочены к пониженным участкам с достаточным увлажнением (степные поды, балки, луга и «саги» надлуговых речных террас и приморских песчаных кос, луга речных пойм). В северном варианте типчаково-ковыльной степи встречаются также на черноземном плато, но несравненно реже, чем на пониженных участках (на распаханных участках численность таких видов на плато увеличивается). В разнотравно-типчаково-ковыльной степи — типичные обитатели плато, но встречаются и на умеренно увлажненных пониженных участках; на склонах южной экспозиции встречаются реже или отсутствуют. В лесостепи — обитатели открытых участков плато (преимущественно более сухих) и склонов южной экспозиции. Представители этой группы также являются более или менее теплолюбивыми. Сюда, например, относятся Poecilimon scythicus Stsch., Isophya chersonensis Ramme, Leptophyes albovittata Koll., Decticus verrucivorus L., Onconotus servillei F. W., Saga pedo Pall., Oecanthus pellucens Scop., Stenobothrus

eurasius hyalosuperficies Vor., S. fischeri Ev., Pararcyptera microptera microptera F. W., Cicadatra atra Ol., Orgerias scytha Osh., Plagiognathus pictus Fieb., Oncochila simplex H. S., Oxycarenus collaris M. R., Myrmus miriformis Fall., Vilpianus galii Wolff, Eurygaster integriceps Put., Coptosoma scutellatum Geoffr., Carabus errans F. W., Harpalus caspius Stev., Anisoplia segetum Hrbst, A. brenskei Rtt., A. agricola Poda, Homaloplia spiereae Pall., Oxythyrea funesta Poda, Agriotes sputator L., Selatosomus latus F., Melanotus brunnipes Germ., Cardiophorus rufipes Geoffr., Lethrus apterus Laxm., Oodoscelis polita Strum., Gnaptor spinimanus Pall., Asida lutosa Sol., Stenodera caucasica Pall., Leptura unipunctata F., Dorcadion holosericeum Kryn., Agapanthia leucaspis Stev., Tituboea macropus Ill., Cryptocephalus flavicollis F., C. flavipes F., C. sericeus L., C. virens Suffr., C. elegantulus Grav., Chrysochus asclepiadeus Pall., Chrysomela cerealis L., Galeruca tanaceti L., Phyllotreta nodicornis Marsh., Aphthona sarmatica D. Ogl., A. beckeri Jacobs, A. lacertosa Rosenh., Longitarsus jacobaeae Waterh., Dibolia metallica Motsch., D. femoralis Redt., D. rugulosa Redt., Bruchidius unicolor Ol., Otiorrhynchus ligustici L., Larinus vulpes Ol., Orchestes pratensis Germ., Miarus longirostris Gyll., Camponotus aethiops Latr., C. piceus Leach., Formica pratensis Retz., Melitaea cinxia L., Satyrus dryas Sc., Melanargia japygia suvarovius Hrbst, Malacosoma castrensis L., Oxycesta geographica F. и др.

7. Луговые мезофилы—обитатели биотопов с достаточным увлажнением. В пустынной, полупустынной и степной зонах приурочены к пониженному рельефу (дно подов, балок, в разнотравно-типчаково-ковыльной степи—также северные склоны балок). В лесостепи, в условиях луговых степей, в значительной мере распространяются на плато и являются типичными обитателями остепненных лугов. В зоне широколиственных лесов — типичные обитатели открытых участков плато. На песчаных речных террасах встречаются на лугах и в „сагах“, при этом в южных районах степи некоторые виды переходят к жизни под древесным пологом. В речных поймах живут на лугах. Сюда же следует отнести также обитателей солончаковых лугов. В отношении требований к температурным условиям сюда относятся различные формы, начиная от резко выраженных термофилов, однако настоящих холодолюбивых видов среди этой группы нет. В качестве примеров можно указать Tettigonia caudata Charp., T. viridissima L., Mertioptera bicolor Phil., Pholidoptera frivaldskii Herm., Gryllulus desertus Pall., G. frontalis Fieb., Gryllotalpa gryllotalpa L., Acrida anatolica Dirsh., Omocestus haemorrhoidalis Charp., Chorthippus longicornis Latr., Ch. albomarginatus De Geer, Aiolopus thalassinus F., Lepyronia coleoptrata L., Euphilaenus leucophthalmus L., Neophilaenus lineatus L., Deltocephalus striatus L., D. abdominalis F., Cicadula sexnotata Fall., Euscelis flavovarius H. S., Acetropis carinata H. S., Trigonotylus ruficornis Geoffr., Notostira erratica L., Stenodema calcaratum Fall., Rhinocoris iracundus Poda, Rh. annulatus L., Eurygaster maura L., Aelia acuminata L., Stollia aenea Scop., Cicindela germanica L., Carabus cancellatus L., Callistus lunatus F., Dolichus halensis Schall., Platysma nigrum Schall., P. vulgare L., Amara chaudoiri Putz., Lebia cyanocephala L., Drypta dentata Rossi, Aphodius aestivalis Steph., Anomala dubia Scop., Phyllopertha horticola L., Hoplia parvula Kryn., Silpha carinata Hrbst, S. obscura L., Staphylinus erythropterus L., Selatosomus aeneus L., Agriotes lineatus L., Lacon murinus L., Athous haemorrhoidalis F., Prosternon tesselatum L., Oophorus atricapillus Rossi, Malachius aeneus L., Dolichosoma lineare L., Propylea quatuordecimpunctata L., Subcoccinella vigintiquatuorpunctata L., Melanimon tibiale F., Crioceris quinquepunctata Scop., Lema melanopus L., L. cyanella L., Labidostomis longimana L., Cryptocephalus octocosmus Bed., Pachnephorus villosus Duft.,

Phaedon cochleariae F., Phyllotreta undulata Kutsch., Ph. nemorum L., Ph. ochripes Curt., Longitarsus luridus Scop., L. lycopi Foudr., Chaetocnema concinna Marsh., Ch. hortensis Geoffr., Hispella atra L., Cassida viridis L., C. canaliculata Laich., Tanymecus palliatus F., Larinus turbinatus Gyll., Lachnaeus crinitus Boh., Apion apricans Hrbst, Asilus crabroniformis L., Bobmus lapidarius L., Zygaena filipendulae L., Euchloë cardaminis L., Pieris brassicae L., Chrysophanus phlaeas L., Vanessa io L., V. urticae L., Pyrameis atalanta L., Brenthis dia L., Argynnis hecate Esp., A. aglaja L., Epinephele jurtina L., Coenonympha iphis Schiff., Macrotylacia rubi L., Cosmotriche potatoria L., Arctia caja L.

8. Лесные мезофилы очень близки к предыдущей группе, но отличаются тем, что биологически связаны с лесной формацией (в порядке обязательной связи). Помимо общей связи — условий влажности и температурного режима, они могут иметь здесь трофические связи (имеющие первостепенное значение), зависеть от особенностей почвы и подстилки, ослабленного освещения и силы ветра. Сюда относятся обитатели почвы, подстилки и травянистого яруса леса, а также обитатели древесно-кустарникового яруса (дендрофилы). При этом надо заметить, что подавляющее большинство местных дендрофилов является мезофилами; вероятно, лишь обитателей древесно-кустарниковой растительности пустынь (например, саксаула) следует рассматривать как ксерофилов. На Украине дендрофильные ксерофилы вовсе не представлены.

Среди лесных мезофилов можно различить опушечные, глубинные и универсальные формы.

Опушечные формы нуждаются в достаточно сильном освещении, почему концентрируются на внешних и внутренних опушках лесов, не проникая или мало проникая в их глубину; лишь в редколесье они распространяются по всей площади леса. Они могут жить и в условиях открытого ландшафта при наличии древесно-кустарниковой растительности и поэтому широко проникают в степь, где живут на степных кустарниках (например, Rhynchites pauxillus Germ., Rh. auratus Scop., Rh. bacchus L., Rh. aequatus L., Phyllobius contemptus Stev., Polydrosus inustus Germ., Papilio podalirius L., Aporia crataegi L., Euproctis chrysorrhoea L. и др.). Опушечные формы представляют наиболее разнообразную по видовому составу группу; кроме указанных выше, сюда относятся такие виды, как Phaneroptera falcata Poda, Ephippiger ephippiger Fiebig, Psylla pyricola Först., Calosoma sycophanta L., C. inquisitor L., Melolontha melolontha L., Corymbites sjaelandicus Müll., Acmaeodera taeniata F., Perotis lugubris F., Anthaxia cichorii Ol., A. millefolii F., Capnodis tenebrionis L., Lytta vesicatoria L., Trichodes apiarius L., Labidostomis humeralis Schneid., Lachnaea sexpunctata Scop., Clytra laeviuscula Ratz., Cryptocephalus schaefferi Schrank, C. bipunctatus L., Ch. chrysopus Gmel., Pachybrachys tesselatus Ol., Luperus xanthopoda Schrank., Tortrix viridana L., Augiades silvanus Esp., Parnassius mnemosyne L., Gonopteryx rhamni L., Apatura ilia Schiff., Neptis aceris Lap., Vanessa polychloros L., V. xanthomelas Esp., Polygonia C-album L., Melitaea maturna L., Argynnis paphia L., Satyrus circe L., Melanargia galathea L., Coenonympha arcania L., Ocneria dispar L., Rhodostrophia vibicaria Cl. и многие другие.

Глубинные формы живут в условиях более или менее сильно ослабленного освещения, приурочены в основном к глубинным частям леса достаточной полноты, а если встречаются на опушках, то держатся в нижних частях древесных крон старых деревьев. В условиях открытого ландшафта, как правило, не встречаются. В видовом отношении несравненно беднее предыдущей группы. Сюда, например, относятся Ectobius lapponicus L., Pentatoma rufipes L., Carabus (Procrustes) coriaceus L., C. nitens L., C. glabratus Payk.,

Lygistopterus sanguineus L., Silis ruficollis F., Microcara testacea L., Byturus tomentosus L., Synharmonia conglobata L., Melandrya dubia Schall., Prionus coriarius L., Chrysomela fastuosa Scop., Haltica saliceti Wse, H. brevicollis Foudr., Batophila fallax Wse, Hermeophaga mercurialis F., Othiorrhynchus fullo Schrank., Argyroploce arcuella Cl., Pararge egeria L., P. achine Sc.

Универсальные формы живут как на опушках и в изреженных лесах, так и в сильно затененных местах глубины леса. Эта группа, как и опушечные обитатели, богата видами. Для примера укажем Dereacoris trifasciatus L., Nabis rugosus L., N. apterus L., Carabus marginalis F., C. estreicheri F. W., Lucanus cervus L., Dorcus parallelopipedus L., Aphodius rufipes L., A. sticticus Panz., A. tessulatus Payk., Oxyomus silvestris Scop., Geotrupes stercorosus Scriba, Trichius fasciatus L., Liocola lugubris Hrbst, Lampyris noctiluca L., Dascillus cervinus L., Chilocorus bipustulatus L., Exochomus quadripustulatus L., Pelecina bipunctata F., Mordella aculeata L., Lagria hirta L., Strangalia maculata Poda, S. melanura L., Orsodacne cerasi L., Cryptocephalus coryli L., C. cordiger L., Othiorrhynchus caucasicus Strl., Polydrosus mollis Ström., P. picus L., Syntomis phegea L. и многих других.

В пустынной и полупустынной зонах лесные мезофилы приурочены к древесной растительности речных пойм; в южном варианте типчаково-ковыльной степи они представлены сравнительно немногочисленными видами в лесах и кустарниковых зарослях луговой и надлуговой речных террас; в целинных степях на черноземах встречаются лишь единичные виды, обитающие на кустарниках (Lagria hirta L., Leptura livida F., Polydrosus inustus Germ.), представленные к тому же единичными особями. В подзоне разнотравно-типчаково-ковыльной степи они характерны в основном для пониженного рельефа (байрачные леса, леса речных долин) и отчасти для плато, где живут на степных кустарниках (см. выше) и встречаются в большом количестве. В лесостепной зоне, при наличии древесно-кустарниковой растительности, распространены повсеместно, так же как в зоне широколиственных и смешанных лесов и в зоне тайги.

Зональное распространение представителей этой группы определяется температурным режимом и трофическими отношениями.

9. Эврибионтные мезофилы предпочитают условия достаточного увлажнения, но могут более или менее нормально существовать в условиях как недостаточного, так и избыточного увлажнения. Характерно, что такие виды, встречаясь в засушливых степных вариантах обычно в небольшом количестве, явно увеличиваются там в численности в годы с повышенным количеством осадков. Они наиболее обычны в типичных условиях подзоны разнотравно-типчаково-ковыльной степи, лесостепной зоны и зоны широколиственных лесов (в зависимости от требований к температурным условиям). Сюда, например, относятся Ophonus pubescens Müll., O. calceatus Duft., Byrrhus pilula L., Phyllotreta vittula Redt., Ph. nigripes F., Ph. atra F., Athalia colibri Christ., Formica rufibarbis F., Plutella maculipennis Curt., Colias hyale L., Coenonympha pamphilus L., Barathra brassicae L., Plusia gamma L.

III. Гигрофилы

10. Болотные гигрофилы обитают в биотопах с избыточным увлажнением при наличии богатого растительного покрова, т. е. на лугах низкого уровня, болотах, мокрых солончаках и солончаковых болотах и берегах водоемов, заросших растительностью. Многие виды этой группы, кроме того, могут жить и на голых побережьях. Сюда, например, относятся Conocephalus fuscus F., C. dorsalis Latr., Homo-

rocoryphus nitidulus Scop., Chrysochraon dispar Germ., Mecostethus grossus L., Parapleurus alliaceus Germ., Cicadella viridis L., Aglena ornata H. S., Paramesus nervosus Fall., Livia juncorum Latr., Carabus clathratus L., Omophron limbatum F., Blethisa multipunctata L., Bembidion varium Ol., B. minimum F., Chlaenius dejeani Dej., Ch. spoliatus Rossi, Ch. alutaceus Gebl., Agonum viridicupreum Goeze, A. impressum Panz., A. mülleri Hrbst., A. viduum Panz., Anisodactylus pseudoaeneus Dej., A. binotatus F., Amblystomus metallescens Dej., Odocantha melanura L., Aphodius plagiatus L., Hyppodamia tredecimpunctata L., Anisosticta novemdecimpunctata L., Coccidula rufa Hrbst, C. scutellata Hrbst, Cryptocephalus jantninus Germ., Chrysomela staphylea L., Ch. graminis L., Ch. menthastri Suffr., Prasocuris phellandrii L., Galerucella calmariensis L., Phyllobrotica quadrimaculata L., Lythraria salicariae Payk., Phyllotreta diademata Foudr., Aphthona lutescens Gyll., A. nonstriata Goeze, Chaetocnema meridionalis Foudr., Ch. mannerheimi Gyll., Hylobius transversovittatus Goeze, Zacladus affinis Payk., Thryogenes festucae Hrbst, Scirpophaga praelata Sc., Chrysophanus dispar rutilus Wernb., Coenonympha tiphon Rott.

11. Околоводные гигрофилы — геофильные формы, предпочитающие голые или слабо заросшие берега водоемов (пресных и соленых, стоячих и текучих), илистые и песчаные. Приуроченность к определенным биотопам во всех зонах одинакова. Отношение к температурам самое различное — здесь представлены и типичные термофилы и холодолюбивые формы. В качестве примеров можно указать Tridactylus variegatus Latr., Labidura riparia Pall., Cicindela lunulata F., C. contoria Fisch., C. chiloleuca Fisch., Elaphrus riparius L., Scarites terricola Bon., S. laevigatus F., Clivina ypsilon Dej., Dyschirius obscurus Gyll., D. arenosus Steph., D. humeratus Chaud., D. chalceus Er., D. politus Dej., G. nitidus Dej., Bembidion striatum F., B. velox L., B. argenteolum Ahr., B. litorale Ol., B. laticolle Duft., B. menetriesi Kol., B. ustulatum L., Pogonus iridipennis Nikol., P. luridipennis Germ., P. meridionalis Dej., P. rufoaeneus Dej., P. testaceus Dej., Baekmanniolus dimidiatus Ill., Hypocacculus rubripes Er., Hypocaccus rugifrons Payk., Psammobius basalis Muls., P. laevipennis Costa, Trachyscelis aphodioides Leth., Phaleria pontica Sem., Bledius spectabilis Kr., Heterocerus fenestratus Thunb., H. parallelus Gebl., Chaetocnema semicoerulea Koch. (на прибрежных ивах) и др.

12. Земноводные формы часть цикла (неимагинальные стадии) проводят в водной среде, в имагинальной стадии — обитатели воздушной среды. Обычно связаны с близостью побережий, но некоторые представители временно могут отлетать от них на значительные расстояния. Сюда относятся поденки (Ephemeroptera), стрекозы (Odonata), веснянки, вислокрылые, ручейники, некоторые сетчатокрылые, ряд семейств двукрылых (например, Culicidae, Tendipedidae, Heleidae, Simuliidae, Tabanidae и др.), некоторые жесткокрылые (виды родов Donacia, Plateumaris и некоторые Curculionidae), отдельные представители перепончатокрылых и чешуекрылых.

IV. Эврибионты

13. Эврибионты — это группа, выделяемая в известной мере условно; возможно, что при более глубоком изучении те или иные представители этой группы должны быть отнесены к другим группам (например, к эврибионтным ксерофилам или мезофилам). Сюда относятся виды, распространенные в различных (в отношении влажности) биотопах приблизительно равномерно. Возможно, что в крайних условиях такие виды обнаруживают более явное предпочтение к определенным биотопам. Большинство относящихся сюда видов

имеет очень широкое распространение. По количеству видов эта группа немногочисленна. Сюда, например, относятся Lygus pratensis L., Dolycoris baccarum L., Coccinella septempunctata L., Adonia variegata Goeze, Aphodius melanostictus W. Schm., A. granarius L., Gastroidea polygoni L. и некоторые другие.

V. Гидрофилы

14. Гидрофилы везде являются обитателями водной среды. У видов этой группы питание и размножение происходят в воде или на ее поверхности. У некоторых видов стадия куколки приурочена к суше (водолюбы, плавунцы, вертячки), зимовка ряда видов также происходит вне воды. Сюда относится ряд семейств клопов и жесткокрылых (плавунцы, вертячки, водолюбы и некоторые другие).

Закономерности распространения насекомых в связи с фактором влажности всегда сильно осложняются, а часто и видоизменяются другими факторами, поскольку в природных условиях насекомое всегда находится под действием комплекса факторов. Остановимся ниже на значении некоторых факторов среды, влияющих в комплексе с влажностью на распространение насекомых и распределение их по биотопам.

Как известно, температура является одним из важнейших факторов, определяющих распространение насекомых и их распределение по биотопам. К тому же ее действие на насекомых изучено несравненно лучше других факторов. Поэтому мы здесь не будем сколько-нибудь подробно останавливаться на этом вопросе и обратим внимание лишь на некоторые моменты, связанные с разбираемой здесь тематикой.

Как было уже сказано, с температурными условиями (при совместном действии влажности) связано «правило зональной смены стаций» Г. Я. Бей-Биенко.

Граница распространения многих видов, как известно, определяется также нередко в первую очередь температурным режимом. Так, например, вероятно, общим температурным режимом (более теплым и продолжительным летом, более теплой зимой) определяется в Европейской части СССР северная граница распространения многих средиземноморских видов: Arachnocephalus vestitus Costa (до Черноморского побережья Украины, Кавказа и Азовского побережья), Dociostaurus maroccanus Thunb. (до юга Одесской и Херсонской областей, Крыма, Краснодарского края), Chlaenius dejeani Dej. (до низовьев Днепра), Copris hispanus L. (до Присивашской полынно-типчаково-ковыльной степи), Phyllognathus excavatus Först. (до Присивашья, Анапы, Нальчика), Pentodon sulcifrons Küst. (до юга Одесской, Николаевской и Херсонской областей, Крыма, Кавказа), Anoxia orientalis Kryn. (до Черноморского побережья Одесской и Херсонской областей и Крыма).

Высокие летние температуры (часто при наличии относительно холодных зим) определяют распространение тех видов, северная граница ареала которых в Европейской части СССР имеет северо-восточное направление. Сюда относится очень много представителей типичной степной фауны (например, Iris oratoria L., Saga pedo Pall., Cicindela atrata Pall., C. besseri Dej., Daptus vittatus F. W., Pachylister inaequalis Ol., Scarabaeus sacer L., Polyphylla alba Pall.).

Низкие зимние температуры ограничивают распространение на север тех видов, северная граница ареала которых в Европейской части СССР имеет в общем юго-восточное направление. Сюда относятся очень многие «западные» формы (например, Zabrus tenebrioides Goeze, Aphodius scrutator Hrbst, A. conjugatus Panz., A. scybalarius L.,

A. porcus F., Onthophagus lucidus Ill., Chironitis hungaricus Hrbst, Melolontha melolontha L., Megopis scabricornis Scop., Cerambyx cerdo L.).

Южные границы распространения видов в Европейской части СССР часто определяются не столько высокими температурами, сколько недостатком влажности. Так, Melolontha melolontha L., который в Западной Европе далеко заходит в Средиземноморье, в левобережной Украине едва распространяется в северные пределы степи; Trichius fasciatus L. в Западной Европе распространяется на юг до Балканского полуострова и Пиренеев, в то время как в Европейской части СССР он едва заходит в северные пределы лесостепной зоны, затем исчезает (он отсутствует в большей части лесостепной и во всей степной зоне) и вновь появляется в горах Кавказа, где вовсе не является представителем высокогорной фауны, а связан лишь с условиями лучшего увлажнения. Тем не менее для ряда видов известно, что высокие летние температуры для них неблагоприятны. Вполне возможно, что именно с этим связано отсутствие в березовых рощах Нижнеднепровских песков таких видов, как Venessa antiopa L., Brephos parthenias L., Hipparchus papilionaria L., Endromis versicolora L. и многих других. С этим же связаны и случаи арктическо-альпийских разрывов. В литературе известны также факты, когда для нормального существования вида нужны определенные низкие температуры зимнего времени — так, например, Colias palaeno L. в распространении на юг ограничивается январской изотермой —1°.

Немалое значение для распространения насекомых имеет и их отношение к условиям освещения. Отношение к свету у насекомых может быть прямым и косвенным. Прямое отношение выражается в потребности насекомого на определенных стадиях в освещении в течение определенного количества часов ежесуточно. Питание у ряда видов может быть только при свете, у других — лишь в темноте. Известно также явление танатоза, наблюдаемое у многих жуков (из семейств Curculionidae, Chrysomelidae и др.) при падении на них тени. Лишь при прямом солнечном освещении интенсивно летают большинство видов дневных бабочек (разные семейства Rhopalocera), пчелы-антофоры, мухи-журчалки (роды Syrphus, Sphaerophoria, Chrysotoxum и др.), большинство Buprestidae, виды Anisoplia, Amphicoma, Anomala dubia Scop. и др.; жуки-кравчики (Lethrus apterus Laxm.) деятельны только при прямом солнечном свете. Даже если солнце на непродолжительное время скрывается за облаками, активность таких насекомых быстро снижается.

Суточный ритм многих насекомых не зависит от условий погоды. Так, начало лёта некоторых видов хрущей совпадает с определенной интенсивностью освещения; на юге Украины Anoxia pilosa F. и Monotropus nordmanni Blanch. выходят из почвы и начинают летать незадолго до захода солнца, Chioneosoma vulpinum Gyll на Сиваше вылетает в тот момент, когда солнце скрывается за горизонтом, Polyphylla fullo L., P. alba Pall. и Anoxia orientalis Kryn. начинают летать примерно через час после захода солнца. Исключительно днем летают навозники родов Gymnopleurus, Onthophagus, Aphodius fimetarius L. и многие другие; только в сумерки и ночью летают Copris lunaris L., C. hispanus L., Ceratophyus polyceros Pall. и др.

Косвенное влияние освещения на насекомых стоит в связи с изменением температуры и влажности в зависимости от интенсивности освещения. В связи с этим одни и те же виды насекомых в одних условиях будут светолюбивыми, в других же — избегать света. Такого рода явления могут иметь географический, сезонный и суточный характер. Так, большой дубовый усач (Cerambyx cerdo L.) в лесостепных районах Украины является дневным насекомым, а в Крыму и на Кавказе — ночным (Руднев, 1952). Мраморный хрущ

(Polyphylla fullo L.) и июньский хрущ (Amphimallon solstitialis L.) в Полесье и северных лесостепных районах Украины в дневное время остаются на растениях, в то время как в более жарких условиях юга Украины они в дневное время в подавляющем большинстве случаев зарываются в землю. Сюда же следует отнести случаи зональной приуроченности определенных видов насекомых к открытым и закрытым ландшафтам, о чем будет сказано ниже.

Песчаный медляк (Opatrum sabulosum L.) на юге степной зоны Украины в ранневесеннее время является типичным светолюбивым насекомым, ведет дневной образ жизни, выбирает голые или с редкой растительностью участки почвы; летом же он является типичным ночным насекомым, днем прячется под разными укрытиями, а из мест с изреженным растительным покровом, где нет укрытий, он мигрирует на участки с густым растительным покровом. Это явление очень ярко выражено на песках (по наблюдениям на Нижнеднепровских песках), где весною жуки довольно равномерно распределяются по территории, летом же концентрируются в хорошо заросших котловинах и в рощах — под древесным пологом. В целинной степи (Аскания-Нова) они весною концентрируются на холмиках сусликов, байбаковинах, изреженных участках, а летом — в западинах с густым растительным покровом и на склонах подов. Это наводит на мысль, что сезонные миграции песчаного медляка в лесополосы и открытые поля (Ликвентов, 1950) — явление не новое, а в известной мере возвращение к тому, что имело место в естественных условиях; при распашке и посеве чистой культуры условия на участке, даже при несколько различном рельефе, выравниваются, и исчезают места, где жуки могли бы при тех или иных температурных условиях концентрироваться, при введении же степных лесонасаждений такие места вновь создаются.

Навозник Aphodius melanostictus W. Schm. на юге Украины в ранневесеннее и позднеосеннее время (с марта до середины апреля и с середины октября до декабря) бывает деятельным в середине дня, в поздневесеннее и раннеосеннее время — преимущественно в сумерки, а летом ведет ночной образ жизни. Точно так же ведет себя и Harpalus distinguendus Duft.

Во влажную, облачную погоду, перед дождем или после него, а иногда и во время дождя становятся активными многие ночные насекомые, обычно скрывающиеся днем; они выходят из своих убежищ, всползают на растения и т. д. (многие виды Amara, Harpalus, Pedinus femoralis L., Gonocephalum pusillum F. и др.).

В результате различного отношения к условиям освещения создаются очень различные группировки насекомых на участках суши, находящихся под действием полного солнечного освещения и находящихся в условиях более или менее сильного затенения. По этому признаку насекомых можно разделить на три группы: светолюбивые, региональные и тенелюбивые формы.

1. Светолюбивые формы (универсальные) живут в условиях полного солнечного освещения в пределах всего своего ареала. Сюда относятся обитатели открытых пространств и лесных опушек (травянистого и древесно-кустарникового яруса). Относящиеся сюда виды могут быть ксеро-, мезо- и гигрофилами. Даже в тех ландшафтно-географических зонах, где преобладает лес, светолюбивые виды представляют многочисленную группу, и наибольшее видовое разнообразие фауны бывает здесь на опушках, полянах, в то время как глубинная фауна леса всегда в видовом отношении бывает несравненно однообразнее. Итак, в лесной зоне светолюбивые виды преобладают, в лесостепи же количество их еще увеличивается. В степной зоне они составляют подавляющее большинство; в особенности резко это

выражено в наиболее засушливых ее вариантах. В качестве типичных представителей этой группы можно указать Mantis religiosa L., Decticus verrucivorus L., Euchorthippus pulvinatus F. W., Omocestus petreus Bris., Aiolopus thalassinus F., Adelphocoris lineolatus Goeze, Carpocoris lunulatus Goeze, Eurygaster integriceps Put. (в активном состоянии), Carabus bessarabicus F. W., Platysma punctulatum Schall., Amphicoma vulpes F., Potosia hungarica Hrbst, Selatosomus latus F., Agriotes gurgistanus Fald., Melanotus fusciceps Gyll., Rhynchites auratus Scop., Bothynoderes punctiventris Germ., Tortrix viridana L., Papilio podalirius L., Zegris eupheme Esp., Apatura ilia Schiff., Vanessa urticae L., Satyrus briseis L., Coenonympha pamphilius L. и др.

Большинство таких видов избегает затененных участков и не переносит сильного затенения, однако немало представителей этой группы, которых можно назвать теневыносливыми, могут нормально жить и в условиях более или менее значительного затенения, как, например, Poecilimon scythicus Stsch., Phaneroptera falcata Poda, Podisma pedestris L., Aphorphora spumaria L., Cicadella viridis L., Calocoris ochromelas Gmel., Lygus kalmi L., Cyllocoris flavoquadrimaculatus Deg., Graphosoma italicum Müll., Palomena prasina L., Tritomegas bicolor L., Ophonus pubescens Müll., Potosia metallica Hrbst, Cantharis rustica Fall., C. livida L., Phyllotreta atra F., Ph. vittula Redt., Formica rufibarbis F., Thais polyxena Schiff., Parnassius mnemosyne L., Brenthis euphrosine L., Arginnis paphia L., Syntomis phegea L. В засушливых степных районах даже многие типичные ксерофильные формы могут нормально жить под древесным пологом (например, Gnaptor spinimanus Pall., Pedinus femoralis L., Tentyria taurica Tausch.). Подобные факты уже были отмечены К. В. Арнольди (1952).

2. Региональные формы в более влажном и менее теплом климате являются светолюбивыми и живут в условиях открытого ландшафта, в то время как в более теплом и сухом климате они становятся тенелюбивыми и живут исключительно или преимущественно под древесным пологом. Так, Melolontha melolontha L. в зоне широколиственных лесов и лесостепи в личиночной стадии является обитателем открытых пространств (жуки-опушечники), в степной же зоне живет под древесным пологом. Serica brunnea L. в зоне тайги и широколиственных лесов живет на открытых пространствах, а в лесостепи и степи — только под древесным пологом. Carabus cancellatus L., C. scabriusculus Ol., Lacon murinus L., Prosternon tesselatum F., Athous haemorrhoidalis F., Psylliodes affinis Payk., P. attenuata Koch., Apion urticarium Hrbst в зоне широколиственных лесов и лесостепи живут как под древесным пологом, так и на открытых пространствах, а в степной зоне — в основном под древесным пологом.

3. Тенелюбивые формы (универсальные) везде живут преимущественно под древесным пологом, в условиях более или менее значительного затенения. Сюда относятся так называемые глубинные лесные виды, о которых уже сказано было ранее. Эта группа хорошо представлена в зонах тайги, смешанных и широколиственных лесов и лесостепи. Южная граница лесостепи является и южной границей распространения многих из таких видов (Pentatoma rufipes L., Carabus coriaceus L., C. nitens L., C. glabratus Payk., Aphodius rufipes L., Geotrupes vernalis L., Prionus coriarius L., Hermeophaga mercurialis F., Abraxas silvata Scop.). Байрачные и поемные леса степной зоны имеют уже сильно обедненную тенелюбивую фауну, хотя еще довольно разнообразную. Очень многие представители этой фауны уже не распространяются в подзону типчаково-ковыльной степи (Ectobius lapponicus L., Stollia venustissima Schrank., Dicyphus stachidis Reut., Carabus estreicheri Fisch., Byturus aestivus L., Chrysomela fastuosa Scop., Phyllobrotica elegans Kr., Batophila fallax Wse, Panorpa communis L.,

Pararge egeria L., P. achine Sc., Coenonympha arcania L., Abraxas grossulariata L., Orthostixis cribraria Hb.). В подзоне типчаково-ковыльной степи тенелюбивые виды крайне малочисленны и встречаются лишь в лесах речных долин. Сюда, например, относятся Dicyphus globulufer Gall., Synaptus filiformis F., Microcara testacea L., Dolichoderus quadripunctatus L., Cidaria bilineata L. и некоторые другие. В подзоне полынно-типчаково-ковыльной степи (на Украине) такие формы вовсе не обнаружены.

Рассмотрим еще вкратце вопрос о связи насекомых с почвой. Эта связь, играющая большую роль в распространении насекомых и их распределении по биотопам, может быть весьма различной, что будет показано ниже на некоторых примерах.

Насекомые могут быть приспособлены к жизни в почве (или на ее поверхности) в связи с тем или иным ее механическим составом. Так, Psammobius sulcicollis Ill., P. laevipennis Costa, P. basalis Muls., Glaresis rufa Er. живут только в рыхлой песчаной почве, и вся их организация приспособлена именно к этому. Bembex rostrata L. живет только на сыпучих песках, так как только здесь он может рыть свои норки. Кравчик (Lethrus apterus Laxm.) может рыть свои норы только на плотных почвах, поэтому на песке он не встречается. В этом случае насекомые связаны с определенными почвами в пределах всего своего ареала, независимо от ландшафтно-географических зон.

Вопрос о связи насекомых с химизмом почвы изучен еще совершенно не достаточно. Надо полагать, что такого рода зависимость имеет широкое распространение. Очевидно, с этим связаны приуроченность к засоленным почвам тех насекомых, которые в отношении пищи не являются узко специализированными формами (например, представители рода Pogonus, Dyschirius chalceus Er., Cardioderus chloroticus Fisch., Daptus vittatus Fisch., Cicindela elegans Fisch., Chioneosoma vulpinum Gyll. и многие другие), или же, наоборот, отсутствие на такого рода почвах тех или иных видов (например, Carabus bessarabicus F. W.). Вероятно, сюда же следует отнести специфических обитателей кислых и щелочных почв. В этом случае приуроченность насекомых к почвам определенного химизма не будет изменяться в разных ландшафтно-географических зонах.

Очень часто приуроченность насекомых к тем или иным почвам зависит от их влажности, прогреваемости и т. д. Так, Tentyria taurica Tausch., Blaps halophila Fisch., Pimelia subglobosa Pall., Pedinus femoralis L. приурочены к самым различным почвам, но всегда сухим и хорошо прогреваемым; Bembidion dentellum Thunb., B. varium Ol., Platysma cupreum L. приурочены к избыточно увлажненным почвам — песчаным и илистым, засоленным и незасоленным. Представители этой группы в большинстве своем подчиняются правилу зональной смены стаций.

Приуроченность насекомых к почвам может быть и косвенной — через пищевые связи с определенными видами растений (для фитофагов) или животных (для зоофагов), которые уже непосредственно связываются с определенными почвами. Такого рода связь часто наблюдается у монофагов и олигофагов. Исключительно на солончаках встречаются Stylosomus cylindricus Mor. и Eogene contaminei Ev., живущие на Limonoium gmelini Kuntze, Apion artemisiae Mor., живущий на Limonium caspium Hams, Chloropterus versicolor Mor., Ischironota desertorum Gebl., живущие на Salicornia herbacea L. и видах Suaeda. Miarus campanulae L., живущий на различных Campanulaceae, в подзоне типчаково-ковыльных степей встречается лишь на песках, где произрастает только единственное из его кормовых растений — Jasione montana L., в то время как в подзоне разнотравно-типчаково-

ковыльной степи и в лесостепи он, как и растения семейства Campanulaceae, распространен повсеместно. Таким образом, в зависимости от экологии кормовых растений, сюда относятся как виды, подчиняющиеся правилу зональной смены стаций, так и виды, встречающиеся во всех зонах (в пределах своего ареала) в одном биотопе.

Наконец, приуроченность насекомых к определенным почвам может быть связана с микроклиматом, создаваемым характером растительного покрова. Например, в подзоне типчаково-ковыльной степи характерными обитателями солонцов (покрытых разреженным растительным покровом) являются Asiotmethis tauricus Tarb., Diomphalus hispidulus Fieb., Harpalus saxicola Dej., H. pygmaeus Dej., но эти же виды являются там же типичными обитателями черноземных почв, ксерофитизированных в результате чрезмерного выпаса и по густоте травостоя приближающихся к солонцам. В подзоне разнотравно-типчаково-ковыльной степи массовым видом, встречающимся на солонцах, является Dociostaurus brevicollis Ev., хотя этот вид вовсе не является галофилом. Он привлекается сюда микроклиматическими особенностями в условиях изреженного растительного покрова. Здесь можно видеть отдельные звенья в зональной смене стаций.

Таким образом, связи насекомых с почвой могут иметь и универсальный, и региональный характер.

Можно предположить, что каждый вид насекомых подвержен правилу зональной смены стаций, которое имеет в общем виде такой порядок: 1) в северных пределах ареала — приуроченность к интразональным биотопам, характеризующимся более высокой температурой и пониженной влажностью сравнительно с типичными условиями данной зоны; 2) в оптимальных условиях для данного вида, в центральных частях ареала, — приуроченность к типичным условиям данной зоны (а для видов с широкой экологической валентностью — нахождение также в ряде интразональных биотопов); 3) у южных границ ареала — приуроченность к интразональным биотопам, характеризующимся пониженной температурой и повышенной влажностью сравнительно с типичными условиями данной зоны.

В действительности же эта закономерность может более или менее сильно усложняться и видоизменяться в результате действия тех или иных из рассмотренных выше факторов, что можно показать на ряде примеров. Так, термофильные формы гигрофилов и у северных границ своего ареала не ведут себя как ксеро- или мезофилы, но остаются приуроченными к избыточно увлажненным стациям, не распространяясь дальше на север вследствие понижения температуры. Сюда относятся многие виды — обитатели речных пойм и болот, не распространяющиеся за пределы степной зоны Украины (Homorocoryphus nitidulus Scop., Chlaenius spoliatus Rossi) или даже самой южной ее части (Parapleurus alliaceus Germ., Pteronemobius heydeni Fisch., Chlaenius dejeani Dej., Amblystomus metallescens Dej.). Многие виды на южной границе своего ареала (преимущественно ксеро- и мезофильные формы степного комплекса) не ведут себя «как гигрофилы» и не проникают далее умеренно увлажненных стаций, поскольку они даже в условиях наиболее высоких температур, при которых возможно их существование, не переносят избыточного увлажнения. Сюда относятся Lethrus apterus Laxm., Gnaptor spinimanus Pall., Oodoscelis polita Sturm., Dorcadion carinatum Pall., D. holosericeum Kryn., D. equestre Laxm. и др. Универсальные галофильные формы, как сказано было уже выше, во всех местах своего ареала связаны только с солонцами или солончаками. Для примера укажем Platypygius crassus Karny, Mioscirtus wagneri Ev., Aglena ornata H. S., Tuponia statices Jak., Henestaris halophilus Burm., Tarisa pallescens Jak., Cicindela besseri Dej., C. elegans Fisch., C. chiloleuca Fisch., C. con-

torta Fisch., C. lunulata F., Clivina ypsilon Dej., Dyschirius chalceus Er., D. apicalis Putz., D. salinus Schaum, Bembidion subfasciatum Chaud., Pogonus sp. sp., Cardioderus chloroticus F. W., Daptus vittatus F. W., Anisodactylus pseudoaeneus Dej., Brachynus cruciatus Quens., Chioneosoma vulpinum Gyll., Quedius spectabilis Kr., Palorus procerus Muls., Cryptocephalus flexuosus Kryn., Pachnephorus canus Wse, Stylosomus cylindricus Mor., Chloropterus versicolor Mor., Chaetocnema nebulosa Wse, Leucomigus candidatus Pall., Apion artemisiae Mor., Ischironota desertorum Gebl., Aspilates mundataria Kr., Eogene contaminei Ev. и др. Универсальные формы псаммофилов также в пределах всего своего ареала живут только на песчаных почвах (например, Sphingonotus coerulans coerulans L., Phimodera nodicollis Burm., Byrsinus fossor M. R., Cicindela nordmanni Chaud., C. hybrida L., Dyschirius arenosus Steph., Amara fulva Deg., Harpalus hirtipes Panz., H. rufus Brügg., Glaresis rufa Er., Psammobius sulcicollis Ill., P. laevipennis Costa, P. basalis Muls., Polyphylla fullo L., P. alba Pall., Chioneosoma pulvereum Knoch., Anomala errans F., Anatolica eremita Stev., A. abbreviata Gebl., Leichenum pictum F., Cneorrhinus albinus Boh., Satanas gigas Ev., Bembex rostratus L. и др.). С другой стороны, некоторые другие виды (Lethrus apterus Laxm.) даже у северных границ своего ареала не живут на песках.

В заключение остановимся кратко на особенностях распределения некоторых экологических групп насекомых в ландшафтно-географических зонах равнинной части Украины.

Зона широколиственных и смешанных лесов характеризуется годовым количеством осадков в 550—600 мм, средней температурой июля до +20°, января от —6 до —8°, средней относительной влажностью июля 75%. Плато занято широколиственным лесом (ныне в значительной части выкорчеванным и занятым под поля). В фауне насекомых плато преобладают луговые и лесные мезофилы, преимущественно умеренно теплолюбивые формы. Термофильные мезофилы немногочисленны, гигрофилы сосредоточены на болотах и в соответствующих местах речных пойм. В торфяных болотах представлены некоторые холодолюбивые формы. Степные мезофилы немногочисленны и представлены на сухих, хорошо прогреваемых участках, ксерофилы крайне немногочисленны и приурочены к сухим пескам и южным склонам. Вследствие более мягкой зимы в западных частях зоны имеется много малохолодостойких видов, исчезающих в направлении на восток или отступающих там в более южные зоны.

Зона лесостепи характеризуется годовым количеством осадков в 500—550 мм, средней температурой июля от +21 до +22°, января от —5 до —8°, средней относительной влажностью июля 64—65%. Плато занято в более северных районах остепненными лугами, в более южных — луговой степью, а также (преимущественно по склонам водоразделов) широколиственным лесом. Почти вся площадь закультивирована, занята под поля. Лесная энтомофауна по характеру не отличается от фауны предыдущей зоны, энтомофауна открытых участков плато характеризуется преобладанием луговых мезофилов и более или менее значительной примесью (особенно на юге) степных мезофилов, которые явно преобладают на ксерофитизированных участках плато, склонах южной экспозиции и сухих песках. На южных склонах и сухих песках сосредоточены также эврибионтные ксерофилы и очень немногочисленные стенобионтные ксерофилы. Гигрофильные формы приурочены к лугам и болотам. Умеренно теплолюбивые формы преобладают, холодолюбивых гигрофилов очень мало, и в основном они приурочены к торфяным болотам.

Зона степи характеризуется годовым количеством осадков в 300—500 мм, средней температурой июля от +22 до +23°, января от

—3,3 до —6°, средней относительной влажностью в июле 56—62%. Плато занято настоящей степью (почти полностью распаханной). В энтомофауне плато появляются ксерофилы и преобладают термофильные формы. Гигрофилы приурочены к пониженному рельефу. Ряд мезофилов, которые в рассмотренных выше зонах живут на открытых пространствах, в степной зоне переходит к жизни под древесным пологом. Степная зона делится на три подзоны.

1. Подзона разнотравно-типчаково-ковыльной степи характеризуется сухим, но не засушливым климатом. Плато занято разнотравно-типчаково-ковыльной степью, где имеется значительное количество кустарников. Хорошо развиты байрачные леса. В энтомофауне плато преобладают степные мезофилы и эврибионтные ксерофилы. На ксерофитизированных участках плато, солонцах, склонах южной экспозиции и сухих песках преобладают ксерофилы (эврибионтные и степные). Единичные полупустынные формы уже представлены на солонцах, а на песках —единичные пустынные формы насекомых. Лесные мезофилы в основном представлены в условиях пониженного рельефа, но еще довольно многочисленны на степных кустарниках в условиях плато.

2. Подзона типчаково-ковыльной степи характеризуется засушливым климатом. Плато занято типчаково-ковыльной степью, где кустарники представлены очень слабо. Байрачных лесов нет, имеются леса и рощи в поймах и на песчаных речных террасах. На плато преобладают степные ксерофилы; степные мезофилы приурочены к незначительным понижениям, а луговые мезофилы — к более значительным (подам, речным долинам и т. д.). Лесные мезофилы представлены бедно (в речных долинах), а на степных кустарниках их почти нет. На солонцах и отчасти на песках уже довольно хорошо представлены полупустынные ксерофилы, а на песках — также пустынные ксерофилы. Довольно хорошо развита галофильная фауна. Термофильные представители лучше выражены, чем в предыдущей подзоне.

3. Подзона полынно-типчаково-ковыльной степи характеризуется более засушливым, чем в предыдущей подзоне, климатом. Плато занято полынно-типчаково-ковыльной степью, и здесь преобладает ксерофильная фауна — степные и отчасти полупустынные ксерофилы. Некоторые степные ксерофилы переходят здесь уже в условия пониженного рельефа. Мезофилы и гигрофилы приурочены к пониженному рельефу — солончаковым лугам, болотам, морским побережьям. Максимального развития достигает галофильная фауна. Появляется ряд термофильных форм, уже не распространяющихся на север от этой подзоны.

Литература

Арнольди К. В., 1951. О некоторых закономерностях сложения энтомокомплексов биоценозов при степном лесоразведении, 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», тез. докл., ч. 3. — 1952. К выяснению зональных закономерностей образования новых группировок насекомых и заселения лесопосадок ксерофильными видами при степном лесоразведении, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 3. — 1953. О лесостепных источниках и характере проникновения в степь лесных насекомых при степном лесоразведении, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 2.

Арнольди К. В. и Л. В., 1948. Жесткокрылые — Coleoptera, Животный мир СССР, т. II. Зона пустынь, Изд-во АН СССР.

Арнольди Л. В., 1953. Жесткокрылые или жуки — Coleoptera, Животный мир СССР, т. IV. Лесная зона, Изд-во АН СССР.

Бей-Биенко Г. Я., 1930. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых в Западно-Сибирской и Зайсанской низменностях, Тр. по защите раст., I, вып. 1. — 1948. Прямокрылые — Orthoptera и кожистокрылые —

Dermaptera, Животный мир СССР, т. II. Зона пустынь, Изд-во АН СССР.— 1950. Прямокрылые — Orthoptera и кожистокрылые — Dermaptera, там же, т. III. Зона степи.— 1953. Прямокрылые — Orthoptera и кожистокрылые — Dermaptera, там же, т. IV. Лесная зона.

Бей-Биенко Г. Я. и Мищенко Л. А., 1951. Саранчовые фауны СССР, ч. 1.

Берг Л. С., 1947. Географические зоны Советского Союза, ч. 1, изд. 2—3-е.—1952. Географические зоны Советского Союза, т. II.

Головянко З. С., 1951. Зависимость между степенью освещения лесной почвы и степенью зараженности ее личинками майских хрущей, Гослесбумиздат. — 1951а. Мраморный хрущ как вредитель лесных, виноградных и садовых культур на песках, изд. АН УССР.

Дядечко Н. П., 1950. К экологической характеристике важнейших кокцинеллид Украины, 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», тез. докл., ч. 1.

Кириченко А. Н., 1948. Настоящие полужесткокрылые –Hemiptera—Heteroptera, Животный мир СССР, т. II. Зона пустынь, Изд-во АН СССР.—1950. Настоящие полужесткокрылые — Hemiptera—Heteroptera, там же, т. III. Зона степей.—1953. Настоящие полужесткокрылые — Hemiptera—Heteroptera, там же, т. IV. Лесная зона.

Лавренко Е. М., 1940. Степи СССР, Растительность СССР, т. II.

Ликвентов А. В., 1950. Изменение поведения песчаного медляка и люцернового скосаря в условиях системы лесных полос засушливого Юго-Востока, 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», тез. докл., ч. 1.

Медведев С. И., 1950. Жесткокрылые — Coleoptera, Животный мир СССР, т. III. Зона степей, Изд-во АН СССР. — 1950а. Распространение некоторых элементов энтомофауны в степной зоне УССР, 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», тез. докл., ч. 1.— 1953. Основные черты энтомофауны района строительства Каховской ГЭС, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

Медведев С. И., Тремль А. Г., Божко М. П., Шапиро Д. С., 1953. Вредители агролесомелиоративных питомников, Тр. Н.-иссл. ин-та биол. т. 18, Изд. Харьков. гос. ун-та.

Палий В. Ф., 1950. Ареалы обитания блошек (Halticinae), вредящих сахарной свекле, причины ограничения этих ареалов и построение прогноза по блошкам на основании анализа численности в пределах ареала обитания, 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», тез. докл., ч. 1.

Руднев Д. Ф., 1952. Большой дубовый усач (Cerambyx cerdo L.) в лесах Советского Союза, Киев (автореф. докт. дисс.).

Шапиро Д. С., 1952. Эколого-фаунистическая характеристика жуков-блошек некоторых вариантов степей Украины, 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», тез. докл., ч. 1.

Штакельберг А. А., 1948. Двукрылые — Diptera. Общий обзор, Животный мир СССР, т. II. Зона пустынь, Изд-во АН СССР.— 1950. Двукрылые — Diptera, там же, т. III. Зона степей. — 1953. Двукрылые — Diptera, там же, т. IV. Лесная зона.

Якобсон Г. Г., 1905. Жуки России и Западной Европы.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ВИДОВОЙ СОСТАВ ВРЕДИТЕЛЕЙ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВЫХ ТРАВ ХАРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

З. П. БОРИСОВА

Харьковский сельскохозяйственный институт

В директивах XIX съезда партии по пятому пятилетнему плану развития СССР и в постановлении Пленума ЦК КПСС «О мерах дальнейшего развития сельского хозяйства СССР» указывается на необходимость дальнейшего развития травосеяния как для целей повышения плодородия почвы, так и для обеспечения растущего общественного животноводства ценным питательным кормом.

При ознакомлении с состоянием введенных в колхозах и совхозах Украины севооборотов в большинстве случаев обнаруживается отсутствие в них полноценного травяного клина, т. е. в травяном поле злаковые травы отсутствуют и в полевых севооборотах преобладают чистые посевы бобовых трав (люцерна и эспарцет).

Опытами ряда научных учреждений установлено, что получению хорошей травосмеси очень мешает массовая гибель всходов злаковых трав. Для получения хорошей травосмеси не только важно получить хорошие всходы, но не менее важно сохранить их. Очень часто злаковые травы дают нормальные всходы, но затем, в результате действия ряда отрицательных факторов, среди которых одно из первых мест занимают вредные насекомые, эти всходы могут в большом количестве выпадать.

В опытах кафедры растениеводства Харьковского сельскохозяйственного института в 1950 г. через 2 месяца после начала появления всходов на весенних посевах процент гибели всходов злаковых трав доходил до 64—80%. Наши наблюдения и исследования, проведенные в 1950—1952 гг. на опытном поле и хозяйственных посевах учебно-опытного хозяйства «Коммунист» и в некоторых колхозах Харьковской области, показали, что почти все погибшие растения были повреждены скрытостебельными и листогрызущими вредителями. При неблагоприятных метеорологических условиях весны (высокая температура воздуха, суховеи, недостаточная влажность почвы) происходила массовая гибель поврежденных растений (1950 г.). Если же условия весны были благоприятны (достаточное количество влаги), поврежденные растения быстро поправлялись и массового выпадения не наблюдалось (1951 г.).

При изучении видового состава насекомых, повреждающих многолетние злаковые травы в условиях Харьковской области, особое внимание было уделено вредителям злаковых трав 1-го года жизни, в период от всходов до полного кущения, так как главным образом в это время и происходит основная гибель растений от повреждения вредителями. Исследования проводились на пяти видах многолетних злаковых трав: овсянице луговой, райграсе высоком, пырее бескорневищном, житняке и костре безостом в течение 3 лет — в 1950—1952 годах.

Для определения видового состава вредителей злаковых трав, характера и степени повреждения применялись следующие методы: почвенные раскопки, наблюдения и учеты в рядках за насекомыми, повреждающими всходы трав, учеты «кошением» сачком, учеты повреждений листовой поверхности, выявление скрытостебельных вредителей путем вскрытия стеблей, подсчет количества хлебного жука на пробных площадках. Литературные данные по видовому составу вредителей злаковых трав очень немногочисленны, да и каждая из имеющихся работ указывает на недостаточную изученность видового состава вредителей и слабую разработку мероприятий по борьбе с ними (Гриванов, 1950; Метод. указания по выявлению вредителей и болезней с.-х. растений, 1951; Щербиновский, 1950).

С 1946 г. проводилась работа по выявлению видового состава вредителей различных видов злаковых трав в Украинском филиале Всесоюзного научно-исследовательского института кормов (Полтава)— А. Н. Колобовой и видового состава вредителей житняка на Краснокутской государственной селекционной станции — А. Е. Моисеевым. А. Е. Моисеев выявил на житняке 45 видов насекомых. На полях Украинского филиала Всесоюзного института кормов зарегистрировано до 50 видов насекомых.

На посевах злаковых трав Харьковской области нами обнаружено около 60 видов насекомых. Однако не все насекомые, отмеченные в качестве вредителей, приносили ощутимый вред травам. Часть из них встречалась в небольшом количестве и заметного вреда травам не приносила. В ниже приведенном списке такие насекомые обозначены знаком —. Бо́льшая же часть насекомых являлась явно вредными и причиняла в той или иной степени вред травам. В списке они обозначены знаком +.

В результате работы было выявлено 59 видов насекомых, относящихся к пяти отрядам.

Отряд полужесткокрылых, или клопов — Heteroptera

Семейство ромбовиков — Coreidae

1) Ромбовик обыкновенный — Mesocerus marginatus L. (—), 2) Ceraleptus gracilicornis H.-S. (—), 3) Coriomeris hirticornis F. (—).

Семейство слепняков — Miridae

1) Клоп хлебный — Trigonotylus ruficornis Geoffr. (+), 2) клоп странствующий — Notostira erratica L. (+), 3) клоп люцерновый — Adelphocoris lineolatus Goeze. (+), 4) клопик луговой — Lygus pratensis L. (+), 5) клоп свекловичный — Poeciloscytus cognatus Fieb. (+).

Семейство щитников — Pentatomidae

1) Черепашка австрийская — Eurygaster austriacus Schrank. (+), 2) черепашка вредная — E. integriceps Put. (+), 3) черепашка маврская — E. maura L. (+), 4) щитник остроголовый — Aelia acuminata L. (+), 5) остроголовый клоп — Ae. rostrata Boh. (+), 6) клоп ягодный — Dolycoris baccarum L. (+), 7) щитник черноусиковый — Carpocoris fuscispinus Boh. (+), 8) клоп рапсовый — Eurydema oleracea L. (—), 9) Piezodorus lituratus F. (—).

Отряд равнокрылых хоботных — Homoptera

Семейство Iassidae

1) Цикадка полосатая — Deltocephalus striatus L. (+), 2) цикадка шеститочечная — Cicadula sexnotata Fall. (+), 3) Doratura homophyla Flor. (—), 4) Graphocraeus ventralis Fll. (—).

Семейство Eupterygidae (Typhlocybidae)

1) Empoasca flavescens E. (—).

Семейство Cixiidae

1) Oliarius leporinus L. (—), 2) O. pallens Germ. (—).

Семейство Tettigometridae

1) Tettigometra obliqua Panz. (—).

Семейство Bythoscopidae

1) Agallia venosa Fll. (—).

Отряд жуков — Coleoptera

Семейство листоедов — Chrysomelidae

1) Пьявица — Lema melanopus L. (—), 2) листоед гречишный — Gastroidea polygoni L. (+), 3) Pachybrachis probus Ws. (—), 4) Cryptocephalus sericeus L. (—), 5) Haltica oleracea L. (—), 6) блошка хлебная полосатая — Phyllotreta vittula Redt. (+), 7) блошка черная — Ph. atra F. (+), 8) блошка гречишная — Chaetocnema concinna Marsh. (+), 9) блошка свекловичная южная — Ch. breviuscula Fald. (—), 10) блошка большая хлебная — Ch. aridula Gyll. (+), 11) блошка стеблевая хлебная — Ch. hortensis Geoffr. (+).

Семейство щелкунов — Elateridae

1) Щелкун посевной — Agriotes sputator L. (+), 2) щелкун степной — A. gurgistanus Fald. (+), 3) щелкун темный — A. obscurus L. (+), 4) щелкун широкий — Selatosomus latus F. (+), 5) щелкун черный — Athous niger L. (+), 6) щелкун серый — Lacon murinus L. (+).

Семейство чернотелок — Tenebrionidae

1) Медляк степной — Blaps halophila Fisch. (—), 2) медляк песчаный — Opatrum sabulosum L. (+).

Семейство усачей — Cerambycidae

1) Усач полевой — Dorcadion caucasicum Küst. (+), 2) усач-крестоносец — D. equestre Laxm (+).

Семейство пластинчатоусых — Scarabaeidae

1) Кравчик — Lethrus apterus Laxm (+), 2) хлебный жук-кузька — Anisoplia austriaca Hbst. (+), 3) оленка — Epicometis hirta Poda (—), 4) бронзовка — Oxythyrea funesta Poda (—).

Семейство долгоносиков — Curculionidae

1) Серый многоядный долгоносик Tanymecus palliatus F. (—), 2) обыкновенный свекловичный долгоносик — Bothynoderes punctiventris Germ. (—), 3) черный свекловичный долгоносик — Psalidium maxillosum F. (—).

Отряд чешуекрылых — Lepidoptera

Семейство совок, или ночниц, — Noctuidae

1) Совка озимая — Agrotis (Euxoa) segetum Shiff. (+).

Отряд двукрылых — Diptera

Семейство галлиц — Itonididae

1) Мушка гессенская — Mayetiola destructor Say (+).

Семейство злаковых мушек — Chloropidae

1) Мушка шведская — Oscinosoma frit L. (+), 2) меромиза — Meromyza saltatrix L. (+), 3) зеленоглазка — Chlorops pumilionis Bjerk (+).

Кроме вышеуказанных насекомых, встречалось еще несколько видов тлей, трипсов, саранчовых, кузнечиков и сверчков.

Среди перечисленных видов встречались насекомые, повреждающие стебли и листья (наибольшее число видов), и насекомые, повреждающие генеративные органы.

Из отряда Diptera при учетах обнаружены четыре вида: шведская и гессенская мушки, зеленоглазка и меромиза.

При этом оказалось, что из всех злаковых трав злаковые мушки больше всего повреждают житняк и пырей. На посевах овсяницы луговой, костра безостого и райграса высокого шведская и гессенская мушки за все годы наблюдений были обнаружены в незначительном количестве (процент поврежденных стеблей данных трав не доходил до 1%). На пырее и житняке положение меняется. Даже в 1950 г., когда пупарии гессенской и шведской мушек при анализах встречались очень редко, житняк и пырей были повреждены. Так, на посеве житняка было повреждено шведской мушкой в 1950 г. 4% кустов, в 1951 г. — 41%, в 1952 г. — 24,4%; на посеве пырея в 1950 г. было повреждено шведской мушкой 2% кустов, в 1951 г. — 44%, в 1952 г. — 27,6%.

Несмотря на то, что в некоторые годы встречается значительный процент растений пырея и житняка, поврежденных шведской и гессенской мушками, нельзя не согласиться с высказыванием М. И. Неварокова, который говорит, что, по многолетним наблюдениям на Павловском опытном поле (Воронежская область), замечено, что шведская и гессенская мушки отдают большее предпочтение зерновым злаковым хлебам, чем злаковым травам. Он указывает, что в отдельные годы травы повреждаются злаковыми мушками в незначительной степени, в то время как расположенные рядом участки поздних посевов ячменя и яровой пшеницы повреждаются преимущественно шведской мушкой до 70—90%.

Мы наблюдали точно такое же явление, когда в одни и те же годы процент поврежденных растений яровой пшеницы и ячменя злаковыми мушками был вдвое больше процента поврежденных растений злаковых трав.

Стеблевых блошек на посевах злаковых трав было обнаружено два вида: Chaetocnema hortensis Geoffr. и Ch. aridula Gyll.; в продолжение 3 лет наблюдений на полях преобладала Ch. hortensis. В 1950—1951 гг. Ch. hortensis составляла 69,3% от общего количества обнаруженных стеблевых блошек, а Ch. aridula — 30,7%. 1952 г. по сравнению с 1950 и 1951 гг. был годом, когда численность стеблевых блошек на посевах злаковых трав достигла минимума. Тем не менее соотношение между видами сохранилось прежнее: Ch. hortensis составляла 71,2% от общего количества блошек, а Ch. aridula — 28,8%.

Сильнее всех злаковых трав страдает от повреждений стеблевыми блошками овсяница луговая. В 1950 г. численность блошек была наибольшей по сравнению с тремя другими годами наблюдений, и на не подвергавшихся химической обработке против вредителей посевах было повреждено 72,1% всех стеблей овсяницы луговой. Растения

овсяницы во время взятия пробы находились в фазе начала кущения. Сильное повреждение блошками привело к гибели каждого центрального листа, задержало развитие растений, и в дальнейшем началась их массовая гибель.

На втором месте по степени повреждаемости стоит костер. Степень повреждения стеблевыми блошками пырея и житняка сравнительно невысока и стоит приблизительно на одном уровне. Райграс высокий на весенних посевах почти не повреждался скрытостебельными вредителями.

Из различных видов листогрызущих блошек наибольший вред наблюдался от полосатой хлебной блохи (Phyllotreta vittula Redt.), которая в максимальном количестве концентрируется на посевах пырея бескорневищного, где численность блошки в пять-десять раз выше численности ее на посевах других видов злаковых трав; в несколько меньшем количестве, чем на пырее, полосатая хлебная блошка встречалась на посевах овсяницы луговой, но в большем чем на других злаковых травах.

Злаковые травы повреждаются блошками сильнее, чем зерновые злаки, так как листочки всходов трав очень узки, и повреждения часто сливаются в сплошные пятна. Особенно сильно страдали от повреждений полосатой хлебной блошки пырей бескорневищный, слабее, но тоже сильно — овсяница луговая и житняк. На многих растениях пырея бескорневищного мягкая ткань листьев была почти полностью соскоблена. Это нарушало нормальный рост и развитие растения и часто приводило к его гибели.

Из других хлебных блошек по количеству первое место после полосатой хлебной блохи занимает гречишная блошка (Chaetocnema concinna Marsh.), затем идет южная свекловичная блошка (Ch. breviuscula Fald.). Остальные виды листоедов составляли незначительный процент из общего числа обнаруженных при учетах различных блошек.

Всходы многолетних злаковых трав повреждали также следующие жуки: песчаный медляк (Opatrum sabulosum L.), усач полевой (Dorcadion caucasicum Küst.), усач крестоносец (D. equestre Laxm) и жук-кравчик (Lethrus apterus Laxm). Они скусывали листочки всходов, оставляя на поверхности один пенек.

Хлебный жук (Anisoplia austriaca Hbst.) повреждал травы 2-го и 3-го годов жизни в период колошения. Концентрировался он главным образом на посевах пырея и житняка.

Из отряда клопов на посевах злаковых трав было обнаружено 17 видов, из которых сравнительно большое количество относилось к семейству щитников (Pentatomidae). Наибольший процент от общего количества пойманных при «кошении» сачком щитников составляла остроголовая черепашка — 76,1%. В данном случае речь идет о двух видах рода Aelia — «щитник остроголовый» и «остроголовый клоп». Остальные виды встречаются в сравнительно небольшом количестве. Так, Dolycoris baccarum L. составлял 8,3% от общего количества пойманных клопов; Carpocoris fuscispinus Boh. — 7%; Eurygaster maura L. — 3,4%; Piezodorus lituratus F. — 2,5%; Eurydema oleracea L. — 1,8%; Eurygaster integriceps Put. — 0,5% и E. austriacus Schrank. — 0,4%.

Из всех видов злаковых трав остроголовая черепашка предпочитает посевы овсяницы луговой и в несколько меньшей степени — посевы пырея бескорневищного и житняка. На костре и райграсе она накапливается в меньшем количестве.

Из семейства слепняков (Miridae) встречались два вида клопиков — хлебный и странствующий. Они в свое время были описаны Н. В. Курдюмовым и А. В. Знаменским (1917) — как вредители зерновых злаков, а в 1951 г. А. Н. Колобовой — как вредители злаковых трав. Стран-

ствующий клопик предпочитает злаковые травы злаковым хлебам и концентрируется в максимальном количестве на посевах пырея и житняка, а на расположенных рядом посевах овсяницы, костра и райграса встречаются лишь единичные экземпляры его. Ранее всего странствующий клопик появляется на посевах злаковых трав 2-го года жизни. Позже его обнаруживали на посевах злаковых трав 1-го года жизни. На злаковых травах в 1950 г. первые экземпляры взрослого клопа стали попадаться в сачок с 10 июня, а в 1951 г. — с 22 июня.

Из девяти видов цикадок, обнаруженных при наших наблюдениях, наибольшее количество приходится на долю двух: шеститочечной цикадки (Cicadula sexnotata Fall.) и полосатой (Deltocephalus striatus L.). Накапливались они в основном во второй половине лета и особенно на летних посевах злаковых трав 1-го года жизни. Распределялись на посевах всех видов злаковых трав приблизительно равномерно.

Из всех вышеперечисленных видов насекомых наиболее опасными вредителями, вызывающими гибель всходов злаковых трав, являлись из жуков-листоедов — полосатая хлебная блоха (Phyllotreta vittula Redt.), из скрытостебельных — два вида стеблевых блошек (Chaetocnema aridula Gyll. и Ch. hortensis Geoff.), а также злаковые мушки — шведская (Oscinosoma frit L.) и гессенская (Mayetiola destructor Say).

Полосатые хлебные блошки накапливаются на многолетних злаковых травах с момента появления их всходов и повреждают нежные, слабые молодые растения. При неблагоприятных метеорологических условиях это может привести к гибели всходов. Так, на весенних чистых посевах пырея бескорневищного в 1950 г. сохранилось лишь 54,7% взошедших растений. Большая часть всходов пырея погибла от повреждений полосатой хлебной блохой, сочетавшихся с неблагоприятными условиями весны 1950 года.

В отдельные годы степень повреждения скрытостебельными вредителями различных видов злаковых трав была очень высока. Так, в 1950 г. на посевах овсяницы луговой, не подвергавшихся химической обработке, было повреждено до 72,1% стеблей. Очень серьезным вредителем всходов летних посевов злаковых трав оказалось второе поколение озимой совки, которая в отдельные годы может сильно повредить или даже уничтожить всходы.

Нами было проверено действие ядов ДДТ и гексахлорана (ГХЦГ) на листогрызущих и скрытостебельных вредителях, повреждающих всходы злаковых трав.

Высокая эффективность действия ядов зависит в большой степени от правильно подобранного срока опыливания. По нашим наблюдениям, таким сроком являются первые 3 дня после появления всходов. Даже небольшое запаздывание опыливания резко снижает его эффективность.

Анализы растений показали, что обработка всходов злаковых трав ядами ДДТ и ГХЦГ приводит к значительному снижению степени повреждения растений злаковых трав листогрызущими и скрытостебельными вредителями и соответственно уменьшает процент гибели всходов злаковых трав. Например, в 1952 г. на хозяйственных посевах овсяницы луговой процент листовой поверхности, съеденной блошками, на опыленных участках поля по сравнению с контролем уменьшился в четыре с половиной раза, а на посевах злаковых трав, однократно опыленных ДДТ в первые 3 дня появления всходов, по сравнению с контролем процент поврежденных стеблей по разным видам трав уменьшился в полтора — три раза. Опыливание ГХЦГ дает еще больший эффект, чем опыливание ДДТ. Повидимому, это связано, кроме токсичности препарата, с отпугивающим действием его. Как в 1951, так и в 1952 г. процент поврежденных стеблей, опыленных ГХЦГ, уменьшился по одним видам трав (пырей, житняк) в два-три раза, а по другим видам (костер, овсяница) — в 8—12 раз.

Нужно отметить, что ДДТ и ГХЦГ особенно эффективны против стеблевых блошек. Повторные опыливания продолжают снижать повреждаемость скрытостебельными и листогрызущими вредителями.

Выводы

1. На посевах многолетних злаковых трав в Харьковской области зарегистрировано большое количество видов вредных насекомых (около 60).

2. Среди обнаруженных насекомых встречались: из отряда клопов (Heteroptera) — 17 видов, из отряда равнокрылых хоботных (Homoptera) девять видов, из отряда жуков (Coleoptera) — 28 видов, из отряда бабочек (Lepidoptera) — один вид, из отряда мух (Diptera) — четыре вида.

3. Повреждения, причиняемые травам вредными насекомыми, особенно опасны в период от всходов до полного кущения, так как это часто приводит к значительному выпадению, а изреженное состояние травостоя не обеспечивает получения высокого урожая сена и семян трав.

4. Достаточная изученность выявленных вредителей многолетних злаковых трав позволит разработать и применить эффективные мероприятия по борьбе с ними.

5. В условиях Харьковской области выявилось, что гибель всходов злаковых трав весенних посевов происходит главным образом от повреждений, причиняемых вредными насекомыми. Неблагоприятные метеорологические условия еще более усиливают отрицательное действие вредителей.

6. Для сохранения злаковых трав весенних посевов следует проводить опыливание всходов трав ядами (ДДТ и ГХЦГ).

7. В хозяйственных условиях достаточно провести двукратное опыливание всходов. Первое — в первые 3 дня после появления всходов, второе — через 8—10 дней после первого. Норма расхода для однократной обработки — 15 — 18 кг пылевидного яда на 1 га.

Литература

Васина А. Н., 1925. Обитание Oscinella frit L. на диких злаках, Защита раст. от вредит., т. VI, № 1—2, Л.

Гриванов, К. П. 1950. Борьба с вредителями многолетних трав, Сталинград.— 1950а. Сельскохозяйственные вредители многолетних трав и мероприятия по борьбе с ними на Юго-Востоке, Травосеяние и семеноводство многолетних трав, М.

Колобова А. Н., 1950. Сельскохозяйственные вредители многолетних трав и борьба с ними на Украине, Травосеяние и семеноводство многолетних трав, М. 1951. Шкідники багаторічних трав і боротьба з ними. Київ — Харків.

Краткий отчет по полевым опытам за 1937—1947 гг., 1949. Харьков.

Краткий отчет о научно-исследовательской работе в 1950 году Научно-исследовательского института земледелия Юго-Востока, 1951. Саратов.

Крышталь А. Ф., 1950. Распространение вредителей сельскохозяйственных и технических культур в естественных стациях долины Среднего Днепра. 2-я экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», ч. 1, Киев.

Курдюмов Н. В., Знаменский А. В., 1917. Земляные блохи, вредящие хлебным злакам, Тр. Полтавск. с.-х. станции, Полтава.

Методические указания по выявлению вредителей и болезней сельскохозяйственных растений, 1951. Мин-во сельск. хоз-ва СССР.

Моисеев Н. Е., 1950. Вредители житняка и меры борьбы с ними, Травосеяние и семеноводство многолетних трав, М.

Шапи С. С., 1951. Влияние фауны в биоценозе на развитие многолетних трав в чистом виде и в травосмесях, Вопросы кормодобывания, вып. 3, М.

Щербиновский Н. С., 1950. Сельскохозяйственные вредители многолетних трав и меры борьбы с ними, Травосеяние и семеноводство многолетних трав, М.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЖЕЛУДЕВОГО ДОЛГОНОСИКА

Б. А. ВАЙНШТЕЙН

Украинский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации

Введение

Значение желудевого долгоносика как важнейшего вредителя нашего лесосеменного хозяйства не подлежит никакому сомнению. Однако для борьбы с вредителем необходимо знание его биологии. Биологией этого вредителя занимался в разное время ряд исследователей: З. С. Головянко (1940), Д. В. Померанцев (1949), Н. А. Петрова (1939), П. Г. Трошанин (1938), М. С. Грезе (1936), А. И. Ильинский (1950), Н. С. Андрианова (1950), П. Г. Аничкова (1952), Б. А. Вайнштейн (1948) и др. Однако до сих пор остался неразрешенным ряд вопросов. В частности, не выяснены сроки появления молодых жуков и недостаточно ясна динамика выхода личинок из желудей. Между тем оба вопроса имеют важнейшее значение в борьбе с долгоносиком.

Настоящая работа проведена автором в Харьковской и Сумской областях УССР в 1949 и 1950 гг. Работа проводилась путем лабораторных опытов, наблюдений в природе, учета опадающих желудей и почвенных раскопок. Последние производились в следующих пунктах.

1. Нескучанское лесничество Тростянецкого лесхоза в Сумской области, квартал 4 б. Состав первого яруса: 5 ясень, 2 дуб, 2 липа, 1 клен, берест; возраст — 80 лет, полнота — 0,6, бонитет I. Во втором ярусе клен, берест, липа — полнота 0,2—0,3. Подлесок редкий — лещина. Тип леса — $Д_2$. Участок расположен на водоразделе. Дуб ранней формы.

2. Квартал 18 б в том же лесничестве. Состав первого яруса: 5 ясень, 3 дуб, 1 липа, 1 берест, клен остролистный; возраст — 65 лет, полнота — 0,7, бонитет I. Подлесок средней густоты — лещина, клен полевой. Тип леса — $Д_2$. Участок расположен в нижней части склона. Дуб поздно распускающейся формы.

3. Мерчанское лесничество Октябрьского колхоза в Харьковской области. Квартал 68. Состав первого яруса: 9 дуб, 1 ясень, единично липа и клен остролистный; возраст — 60 лет, полнота — 0,7. Состав второго яруса: берест, липа, клен; полнота — 0,2. Подлесок средней густоты — лещина, клен татарский, свидина, бересклет бородавчатый. Бонитет II, тип леса — $Д_1$. Участок расположен на возвышении. Дуб рано распускающейся формы.

4. Лесопарк в районе станции Люботин Харьковской области. Состав первого яруса: 10 дуб, единично липа, груша; полнота — 0,3—0,4, возраст — 60—80 лет. Второй ярус отсутствует. Подлесок густой — клен татарский, клен полевой. Бонитет II, тип леса — $Д_1$. Участок расположен в нижней части склона. Дуб поздно распускающейся формы.

Из четырех избранных пунктов два расположены на возвышенных местах, где растет дуб рано распускающейся формы, и два в понижениях рельефа, где произрастает дуб поздно распускающейся формы.

В Нескучанском лесничестве раскопки производились каждые 5—7 дней, начиная с 17 апреля и кончая 26 октября. В Мерчанском лесничестве раскопки производились с 12 апреля по 29 сентября, также через каждые 5—7 дней. В Люботине раскопки производились нерегулярно с 25 апреля по 11 ноября.

Пробные ямы размером 0,5 × 0,5 м и глубиной в 20—25 см закладывались не по всему участку, а только под кронами деревьев в местах, где скопилось много опавших желудей. Каждый раз и в каждом пункте выкапывалось не менее 10 ям, в которых мы находили не менее 50 долгоносиков.

Сроки появления жуков

Как показали наши наблюдения, сезонная динамика долгоносика в насаждениях раннего и позднего дуба не имеет заметных отличий и в общем сводится к следующему. Взрослые жуки зимуют в почве. Специальные поиски жуков в подстилке, произведенные в апреле, сентябре и ноябре, результатов не дали. Выход перезимовавших жуков из почвы наблюдается в апреле. Последняя находка жука в почве была нами сделана 3 мая.

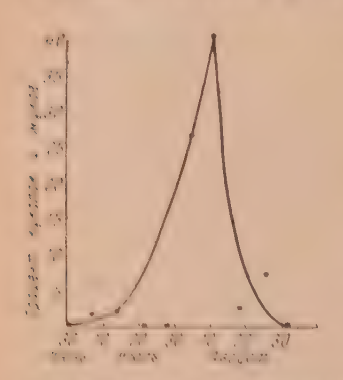


Рис. 1. Динамика окукливания долгоносика в почве (Нескучанское лесничество, квартал 4)

В то время, когда молодые жуки, вышедшие весной из почвы, кормятся на деревьях и подлеске, в почве остается большое количество личинок. Значительная часть из них в период с середины июня до конца августа окукливается и превращается в молодых жуков. Стадия куколки длится 2—3 недели. Жуки в почве не задерживаются и выходят на поверхность, как только окрепнут их покровы. На рис. 1—4 представлены результаты почвенных раскопок. По ходу кривых хорошо видно, как постепенно нарастает, а затем падает интенсивность окукливания. Максимум куколок и жуков в почве наблюдается в начале августа.

Нужно отметить, что в Люботине (рис. 4) максимальный процент

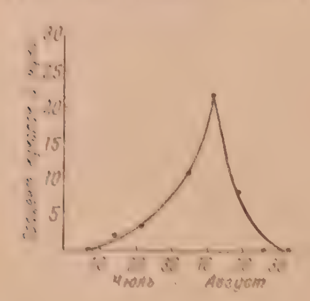


Рис. 2. Динамика окукливания долгоносика в почве (Нескучанское лесничество, квартал 18)

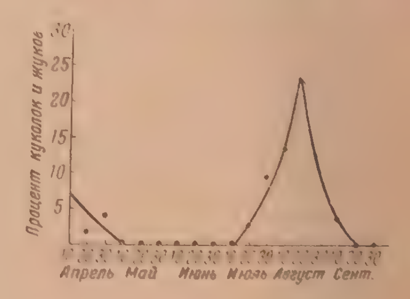


Рис. 3. Динамика окукливания долгоносика в почве (Мерчанское лесничество)

куколок долгоносика был значительно выше, чем в остальных трех пунктах. Объясняется это тем, что в год раскопок (1950 г.) здесь полностью отсутствовал урожай желудей.

В связи с этим интересно сравнить данные по плотности долгоносика в почве, приведенные на рис. 5 и 6. На первом из них (рис. 5) представлена плотность долгоносика в почве в Нескучанском лесничестве, где в год раскопок был некоторый урожай желудей. Благодаря этому плотность личинок в почве, падавшая до конца августа, начинает с этого времени быстро возрастать в связи с появлением в почве новых личинок из урожая текущего года.

В Люботине и Мерчике, где урожая желудей в 1950 г. совсем не было, плотность личинок в почве падает в продолжение всего лета, но все же к зиме некоторое количество личинок остается, что доказывает возможность вторичной зимовки личинок в почве. Это подтверждается и наблюдениями в садках. Из собранных в почве в апреле — мае личинок летом окуклилось и вывелось жуков 96,3%, а 3,7% личинок вторично зазимовало.

Постоянное падение плотности личинок долгоносика в почве объясняется не только их окукливанием и вылетом жуков, но и частичной гибелью личинок, которая наступает из-за грибных заболеваний и хищников. Из последних следует указать на личинок жука-щелкуна (Brachylacon murinus L.). Эти проволочники не раз встречались нам в местах залегания личинок долгоносика. В садках взрослая личинка щелкуна уничтожала до 1,5 личинки долгоносика в сутки.

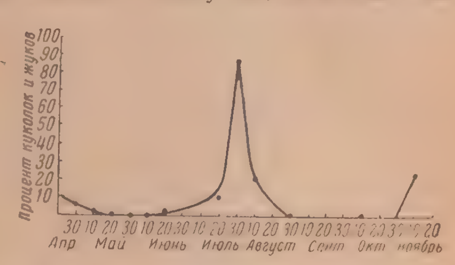


Рис. 4. Динамика окукливания долгоносика в почве (Люботин)

Второй раз окукливание личинок и появление жуков наблюдалось осенью — в конце октября — ноябре. При этом жуки до весны из почвы не выходят, а зимуют в куколочных колыбельках. Не все личинки, вышедшие из желудей в почву, обязательно остаются зимовать в этой стадии. Наоборот, как показали непосредственные наблюдения в садках, часть личинок окукливается и превращается в жуков в год выхода из желудей.

Так, например, 40 личинок долгоносика, вышедших 20 сентября из желудей в лаборатории, были помещены в садок с почвой. В ноябре оказалось, что две личинки погибли, четыре окуклились, остальные зазимовали.

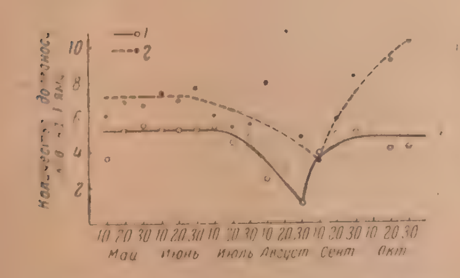


Рис. 5. Динамика плотности долгоносика в почве (Нескучанское лесничество)

1 — квартал 4, 2 — квартал 18

Рис. 6. Динамика плотности долгоносика в почве

1 — Люботин, 2 — Мерчик

Нередко нами наблюдалось окукливание личинок в опытах по затравке почвы, если эти опыты ставились в ноябре. Для опытов брались личинки, вышедшие из желудей в лаборатории.

Раскопки, произведенные в ноябре на участке, где был обильный урожай в 1950 г., также показали наличие взрослых жуков. С конца августа до конца октября жуки в почве отсутствовали во всех пунктах. Интересно сравнить данные раскопок 11 ноября в Люботине на участке, где был урожай в 1949 и 1950 гг. (табл. 1).

Эти цифры косвенно подтверждают, что личинки окукливаются в 1-й год. Если бы осенью окукливались только прошлогодние личинки,

то на втором участке процент жуков был бы не 10, а 2—3%, так как из 8,3 личинок не более одной (судя по урожаю) принадлежало к 1949 г., а 20—25% от одного составляет 2—3% от восьми. Интересно, что и в садке в первый год окуклилось 10% личинок.

Таблица 1

Почвенные раскопки в Люботине 11 ноября 1950 г.

Год урожая желудей	Колич. долгоносиков на 1 яму	Колич. жуков в %
1949	0,9	22,2
1950	8,3	10,0

В целом цикл развития долгоносика представляется мне таким, как он изображен на рис. 7, т. е. часть личинок превращается в жуков в первую осень после выхода из желудей (в ноябре), большинство оставшихся зимовать личинок окукливается следующим летом, и жуки тут же вылетают из почвы, но некоторые личинки (около 10%) окукливаются лишь осенью и зимуют вторично, однако уже в стадии жука. Личинки, зимующие два раза, представляют собою ничтожное меньшинство (у нас в садках — 3,7% от перезимовавших один раз). Таким образом, в наших условиях основным является однолетний цикл развития долгоносика.

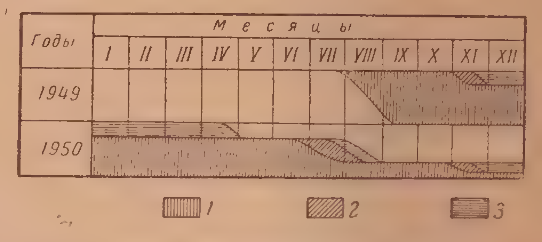


Рис. 7. Схема сезонной динамики долгоносика в почве

1 — личинки, 2 — куколки, 3 — жуки

Взрослые жуки могут зимовать в нашей зоне, только не выходя из почвы. В таких условиях они обладают большой живучестью. Так, у нас в садках с сильно пересохшей почвой не все жуки, вылупившиеся летом, могли сразу выбраться на поверхность. Те, что выбрались и не получили корма, погибли через несколько дней, а не вышедшие из почвы остались живы до середины ноября, когда они были использованы для опытов.

Указанную Д. В. Померанцевым и А. И. Ильинским способность жуков зимовать в подстилке нам подтвердить не удалось, несмотря на специальные розыски.

Возможно, что в условиях, отличных от харьковских, развитие долгоносика несколько отклоняется от описанного; в частности, соотношение личинок, окукливающихся в разные сроки, может быть другим.

Выход личинок из желудей

Анализ преждевременно опадающих желудей в 1950 г. производился нами с 7 августа по 28 сентября в Нескучанском лесничестве. Под кронами 10 хорошо плодоносящих деревьев были расчищены площадки по 20—30 м² каждая. На этих площадках раз в пять дней мы собирали все желуди, и с каждой площадки брали по 200 желудей для анализа. Если желудей опадало меньше, то анализировались все опавшие желуди.

Средние данные по всем 10 площадкам приводятся в табл. 2.

Из табл. 2 видно, что основным вредителем желудей в Нескучанском лесничестве является долгоносик. Из 14 865 проанализированных желудей поврежденных долгоносиком оказалось 68,0%, плодожорками — 11,6% и грибками — 11,3%. Эти данные вполне согласуются со средними многолетними для Нескучанского лесничества.

Поврежденность опавших желудей (в %)

Характер повреждения	Дата									
	7.VIII	12.VIII	17.VIII	22.VIII	27.VIII	6.IX	11.IX	16.IX	21.IX	26.IX
Грибными заболеваниями	19,0	23,4	14,7	9,7	9,5	5,8	5,1	0,6	10,5	4,8
Плодожорками	8,0	9,9	11,8	15,2	12,2	13,3	14,1	10,5	5,1	13,7
Долгоносиком всего	52,0	53,2	68,1	73,1	74,6	76,3	74,9	86,2	55,3	59,7
Колич. яиц долгоносика	5,1	1,2	2,6	1,3	0,9	1,2	1,9	5,2	0	0
% покинутых долгоносиком желудей	0,4	0,7	2,0	6,4	4,4	23,7	22,8	12,4	65,0	59,8

В окрестностях Харькова в 1949 г. было повреждено долгоносиком 72,7% желудей, а плодожорками (Carpocapsa splendana Hb., C. amplana L. и Pammene juliana Curt.) — 9,5%.

Однако в других климатических условиях соотношения несколько меняются. Так, например, на трассе лесополосы Камышин — Сталинград, по данным Н. С. Андриановой, повреждение желудей плодожорками было в 1949 г. несколько больше, чем долгоносиком. По нашим данным (Вайнштейн, 1948), в 1946 г. в Николаевской области процент желудей, поврежденных долгоносиком, колебался в разных условиях от 10,7 до 27,7%, а поврежденных плодожорками — от 12,3 до 48,5%. Таким образом, значение долгоносика и плодожорки в разных климатических условиях меняется.

Как видно из табл. 2, яйцекладка долгоносика продолжалась в 1950 г. до середины сентября, а выход личинок из желудей начался в начале августа и равномерно возрастал до конца сентября, когда практически прекратилось опадание желудей.

Здесь важно отметить следующий факт. Несмотря на регулярный (каждые 5 дней) сбор желудей, большое их число оказывалось уже без личинок.

В последней строке табл. 2 представлен процент желудей с выходными отверстиями долгоносика по отношению к общему числу желудей, поврежденных этим вредителем. В августе, когда выход личинок только начинается, этот процент очень невелик, и сбор желудей дает возможность уничтожить почти всех личинок долгоносика. А в сентябре, когда начинается массовый выход личинок из желудей, от 20 до 65% всех личинок успевает уйти в почву за 5 дней между двумя сборами.

В конце октября на каждой из площадок, где проводился регулярный сбор желудей, было выкопано по три пробные ямы размером 0,5 × 0,5 м. Рядом с площадкой, обычно под той же кроной, выкапывались по три контрольные ямы. Всего в 30 контрольных ямах оказалось 80 личинок, а в 30 опытных, где производился сбор желудей, — 37 личинок.

Таким образом, регулярный, через каждые 5 дней, сбор желудей уменьшил запас долгоносика в почве на 53,75%.

С этими данными согласуются данные, полученные нами в Харькове в лабораторных условиях. В сентябре и начале октября нами были собраны желуди под деревьями в Люботине. Эти желуди были помещены в плоскодонные колбы, и затем почти ежедневно подсчитывалось число вышедших из желудей личинок. За 50 дней наблюдений вышла 591 личинка. Сроки выхода этих личинок представлены в табл. 3.

Таблица 3

Выход личинок долгоносика из желудей в лаборатории

Срок выхода личинок в днях	1—5	6—10	11—15	16—20	21—25	26—30	31—35	36—40	41—45	46—50
Колич. вышедших личинок в %	22,2	31,6	17,6	13,2	4,2	5,1	4,4	2,4	0,8	0,2

Иными словами, за первые 5 дней выходит из желудей почти одна четверть всех личинок, а за первые 15 дней — почти три четверти.

По лабораторным данным, сбор желудей каждые 5 дней должен уменьшить запас личинок на 75%, по анализу опадающих желудей — на 50—75%. Фактически, по результатам наших раскопок, уменьшение произошло на 50%. Расхождение между лабораторными и полевыми опытами сравнительно невелико и объясняется, очевидно, тем, что в почве находился запас прошлогодних личинок.

Сопоставляя все приведенные факты и учитывая огромную трудоемкость ручного сбора преждевременно опадающих желудей, следует считать этот метод нецелесообразным для борьбы с желудевым долгоносиком. Такое мероприятие применимо только на очень небольших площадях.

Выводы

1. Цикл развития желудевого долгоносика в условиях Харьковской области в основном одногодичный, частично — двухгодичный. Часть личинок превращается в жуков осенью, вскоре после выхода из желудей,— жуки зимуют в почве. Часть личинок превращается в жуков летом следующего года — жуки сразу выходят из почвы. Небольшая часть из оставшихся личинок зимует вторично, остальные превращаются в жуков осенью.

2. Выход личинок из желудей в почву начинается в начале августа и постепенно увеличивается до конца опадания желудей.

3. Регулярный, через каждые 5 дней, сбор преждевременно опадающих желудей уменьшает запас личинок долгоносика в почве вдвое.

Литература

Андрианова Н. С., 1950. Вредные насекомые древесно-кустарниковых пород в районе трассы Камышин — Сталинград и борьба с ними, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 3.

Аничкова Н. Г., 1952. Меры борьбы с желудевым долгоносиком как средство сохранения урожая желудей, Докл. ВАСХНИЛ, вып. 7.

Вайнштейн Б. А., 1948. Энтомофауна полезащитных полос, Сб. Укр. н.-иссл. ин-та агролесомелиорации и лесного хозяйства. Научный отчет за 1946 г., Киев — Харьков.

Головянко З. С., 1940. О желудевом долгоносике, Лесн. хоз-во. № 2.

Грезе М. С., 1936. Желудевый долгоносик, Сб. «Захист лісу» Укр. н.-досл. ін-ту ліс. госп. і агролісомеліор., вып. 14.

Ильинский А. И., 1950. Вредители желудей и меры борьбы с ними, Лесн. хоз-во, № 6.

Петрова Н. А., 1939. Наблюдения над повреждениями семян дуба, ясеня и клена в малоурожайный год, Сб. по лесн. хоз-ву и лесокульт., вып. 4, Казань.

Померанцев Д. В., 1949. Вредные насекомые и борьба с ними в лесах и лесных полосах Юго-Востока Европейской части СССР, Гослесбумиздат.

Трошанин П. Г., 1938. Сортировка желудей, Лесн. хоз-во, № 3(9).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ВЛИЯНИЕ УКРУПНЕННОЙ ЯЧЕЙКИ НА ВЕС И ДЛИНУ ХОБОТКА МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

Е. К. САЙФУЛЛИНА

Ленинградский государственный университет

Для получения больших количеств меда и разрешения проблемы опыления сельскохозяйственных культур требуется выведение крупных, длиннохоботных медоносных пчел. Этого можно добиться направленным воспитанием последних, связанным с изменением внешних условий. Внешними условиями, непосредственно влияющими на морфологические признаки пчел, являются питание и величина ячейки.

Пчеловодами давно замечено, что величина ячейки влияет на размеры выходящей из нее пчелы; из молодых светлых сотов выходят пчелы более крупные, чем из старых, которые использовались в течение многих поколений пчел. Эта истина была очевидной, но, несмотря на это, конкретных данных по этому вопросу очень мало. Впервые некоторые данные привел В. А. Мартынов (1901), измерив хоботки пчел, выведенных в трутневых ячейках; длина хоботка в среднем равнялась 7,01 мм при 6,06 мм у контрольных пчел. Он также правильно отметил, что длина язычка зависит не только от величины ячейки но и от других факторов, в том числе и от питания. А. С. Михайлов (1927) также подробно исследовал признаки пчел, вышедших из трутневого сота. Эти пчелы отличались от контрольных тем, что они были тяжелее на 11,36% и имели длину хоботка, бо́льшую на 4,83%, длину переднего крыла, бо́льшую на 2,69%, и ширину его, бо́льшую на 2,08%. Следовательно, пчелы, вышедшие из укрупненных ячеек, весили больше контрольных, нагрузка медового зобика и длина хоботка их увеличивались; кроме того, было выяснено, что пчелы, вышедшие из укрупненных ячеек, отстраивали ячейки увеличенного диаметра.

На основании проведенных разными исследователями опытов по переделке природы пчелы получены материалы, говорящие об укрупнении пчел при воспитании в укрупненных ячейках. Исследования Т. В. Виноградовой (1951, 1951а) по применению добавочной белково-витаминной подкормки показали, что она сильно влияет на скорость развития и на величину пчел.

Опытов по изучению одновременного влияния укрупненной ячейки и белково-витаминной подкормки на медоносную пчелу еще не проводилось. Это явилось целью настоящей работы, в которой были поставлены опыты по выяснению результатов одновременного влияния этих двух факторов на вес и морфологические признаки медоносной пчелы.

Опыты проводились летом 1952 г. в Курской области на пасеке учебно-опытного лесного хозяйства Ленинградского государственного университета — «Лес на Ворскле».

Для того чтобы заставить пчел-кормилиц воспитывать пчелиный расплод в трутневых ячейках, 1—2-дневные личинки пересаживались в трутневый сот. Опыты делились на несколько вариантов: а) пересадка на капельку меда, б) пересадка на капельку «трутневого» молочка, в) пересадка на капельку «маточного» молочка. Каждый вариант опыта проводился одновременно в двух семьях; семья № 77 подкармливалась ежедневно чистым сахарным сиропом в количестве 200 г, семья № 27 получала ежедневно по 200 г сахарного сиропа с дрожжами.

Для выявления влияния дрожжевой подкормки на состояние семей сéмьи брались одинаковой силы. Подкормка проводилась ежедневно в 16 час. Сироп с дрожжами наливался в пустой сот и ставился в улей, подальше от центра гнезда. Известно, что пчелы охотнее используют подкормку, когда она находится вне улья или в улье, но на некотором расстоянии от расплода.

Подкормку мы готовили следующим образом: сахар и воду брали в пропорции 1 : 1, затем раствор кипятили и фильтровали. Остуженный или слегка теплый сироп давали семье № 77. При изготовлении сиропа с дрожжами мы брали воду и сахар в отношении 1 : 1, затем тщательно размешивали пекарские дрожжи из расчета 5% к количеству сахара в небольшом количестве сиропа. Затем дрожжи выливали в сироп и всю смесь кипятили. Такая подкормка должна была стимулировать выделение молочка у пчел-кормилиц и тем самым улучшать воспитание подопытных личинок. Подкормка началась за 3 дня до начала пересадки подопытных личинок.

По наблюдениям за обеими семьями можно сделать вывод о положительном влиянии дрожжевой подкормки на рост и развитие семьи; несмотря на плохую погоду и плохой медосбор, в семье № 27 развитие шло очень интенсивно, и к середине июля эта семья по своей силе стала резко отличаться от контрольной. Положительное влияние дрожжевой подкормки отмечалось многими пчеловодами.

Опыт проводился с 14 июня по 8 августа, подкормка началась немного раньше. В первом варианте опыта мы брали кусочек трутневого сота, отполированного пчелами, размером 10×10, 10×30 мм и т. д., и на дно каждой ячейки осторожно помещали капельку меда; затем на него осторожно переносили 1—2-дневных пчелиных личинок. Эти кусочки вставлялись в сот с открытым пчелиным расплодом в контрольную и подопытные семьи, для чего вырезалось соответствующее отверстие.

Во втором варианте опыта мы вырезали из трутневого сота с 1—2-дневными трутневыми личинками соответствующие кусочки и из них выбрасывали трутневых личинок, а на их место осторожно помещали подопытных. Затем эти кусочки вставляли в сот с пчелиным расплодом так же, как описано выше. Таким образом пчелиные личинки оказывались на капельке «трутневого» молочка.

В третьем варианте опыта пересадка пчелиных личинок производилась на молочко, взятое из незапечатанных маточников. Эти личинки, так же как и в первом и втором вариантах, отдавались на воспитание в семьи № 27 и № 77.

За несколько дней до выхода подопытных пчел кусочек сота помещался в сеточку и ставился в середину гнезда для обогрева. Сеточка должна быть очень мелкой, чтобы только что вышедшие пчелы не могли получить пищу от пчел-кормилиц. Сеточки мы ежедневно осматривали, вышедших пчел замаривали в эфире, взвешивали, фиксировали в спирте. Одновременно с выходом подопытных пчел из этой же семьи брались контрольные, только что вышедшие, пчелы из нормальных ячеек.

Результаты опытов таковы: в первом варианте из 100 личинок, пересаженных в каждую семью, пчелы ее не приняли ни одной. Во втором варианте опыта были получены наиболее благоприятные результаты: в семье № 27 из 780 пересаженных личинок принято 56, в семье № 77 из 560 пересаженных принято 25. Третий вариант опыта был осуществлен только 1 июля, когда появились маточники. В семье № 27 на подопытных личинках пчелы заложили маточники. Благодаря почти месячной дрожжевой подкормке эта семья стала сильнее контрольной, у нее появилось роевое настроение. Вначале пчелы начали запечатывать маточники, но затем они оказались разгрызенными. В этой семье нигде в другом месте маточников заложено не было. В семье № 77 были приняты только четыре личинки из пересаженных 11 июля. Маточников эта семья нигде не закладывала.

Наблюдения над подопытными пчелами показали, что до начала главного взятка пчелы лучше принимали личинок, что часть личинок уничтожалась сразу, часть же — только через 2—3 дня. С появлением главного взятка личинки уничтожались сразу. До взятка в ячейки, откуда пчелы извлекали пересаженных личинок, матка сразу же забрасывала трутневый расплод, а во время взятка эти ячейки заполнялись нектаром.

Тех личинок, которых пчелы приняли и воспитывали, они запечатывали пчелиной печаткой, у некоторых немного стягивали вершину ячейки, у некоторых слегка приподнимали крышечку; трутневой же печатки не наблюдалось.

Печатание подопытных личинок в обеих семьях происходило нормально, за исключением личинок, пересаженных на «маточное» молочко. Выход подопытных пчел задержался на несколько дней. Такую задержку фазы куколки можно объяснить более низкой температурой, в которой находились подопытные личинки, так как за несколько дней до выхода их клали в сеточки, и пчелы не могли их нормально обогревать. Питание же у этих личинок было нормальным, так как запечатаны они были в срок. Они вышли вполне полноценными пчелами, за исключением пчел, воспитанных на «маточном» молочке, которые вышли ослабленными и неполновесными.

Считается, что при обильном взятке пчелы быстро заполняют свободные ячейки медом и этим сокращают яйценоскость матки. В это время инстинкт накопления запасов преобладает над инстинктом размножения. Пчелы хуже кормят матку и меньше ухаживают за ней. Освобожденные пчелы-кормилицы переключаются на заготовку нектара.

В год проведения опытов лето было очень плохое, взяток начался поздно и был слабым и непродолжительным. Наблюдения над воспитанием подопытных личинок показали, что во время главного взятка пчелы-кормилицы совершенно прекратили воспитание пересаженных личинок. Мы считаем, что 5 июля начался главный взяток; в это время подопытные личинки еще принимались, но количество их по сравнению с 14 июня было меньше. Затем, несмотря на тщательные пересадки и увеличенную дозу дрожжевой подкормки, которую мы давали по 300 г семье № 27 ежедневно начиная с 9 июня, ни в той, ни в другой семье не было принято ни одной личинки. Из табл. 1 видно, что в семье с дрожжевой подкормкой пересаженные личинки принимались лучше, нежели в семье с одной сахарной подкормкой.

Таблица 1

Пересадка пчелиных личинок в трутневые ячейки

Дата	Колич. пересаженных личинок		Колич. принятых и воспитанных личинок в %		Взяток в кг (показание контрольного улья)	
	в семью № 27	в семью № 77	в семье № 27	в семье № 77	прибыль	убыль
14.VI	60	20	93,3	30	0	0
1.VII	100	100	8	—	0	0
5.VII	120	120	—	5,83	0,1	—
11.VII	[illegible]	120	—	3,30	0,3	—
14.VII	250	—	—	—	1,5	—
16.VII	130	100	—	—	1,5	—
17.VII	300	200	—	—	1,5	—
19.VII	80	80	—	—	1,5	—
23.VII	100	—	—	—	1,4	—
1.VIII	50	50	—	—	—	0,3
2.VIII	100	100	—	—	—	[illegible]

Пчелы, вышедшие из трутневых ячеек взвешивались, и у них измерялась длина хоботка. Только что вышедшие и убитые эфиром пчелы взвешивались на торзионных весах, каждая пчела — отдельно. Одновременно взвешивались пчелы, только что вышедшие из пчелиных ячеек в этой же семье.

Результаты взвешивания в семье № 72 показывают, что подопыт-

ные пчелы тяжелее контрольных на 2 мг. Средний вес подопытных пчел равен 117 мг, контрольных — 115 мг. Однако разница между средними не достоверна из-за малого количества пчел. Необычные условия воспитания личинок проявились в большом колебании индивидуального веса; минимальный и максимальный вес подопытных пчел равен 98 и 144 мг, вес контрольных — 105 и 128 мг.

В семье № 27 на подопытных пчел, кроме укрупненной ячейки, влияла также и дрожжевая подкормка. Результаты взвешивания пчел представлены в табл. 2.

Таблица 2

Результаты взвешивания пчел в семье № 27

Трутневые ячейки				Пчелиные ячейки			
№ группы	Колич. пчел в группе	Вес группы в мг	Средн. вес 1 пчелы в мг	№ группы	Колич. пчел в группе	Вес группы в мг	Средн. вес 1 пчелы в мг
1	10	1126	112,6	1	10	1160	116,0
2	10	1183	118,3	2	10	1131	113,1
3	10	1204	120,4	3	10	1174	117,4
4	10	1240	124,0	4	10	1183	118,3
5	10	1273	127,3	5	10	1114	111,4
6	5	684	136,8	6	10	969	96,9
Итого	55	—	122	—	60	—	115

Средний вес пчел, вышедших из трутневых ячеек, больше среднего веса пчел, вышедших из пчелиных ячеек, на 7 мг (6,08%). Достоверность разницы проверена по обычной формуле (Поморский, 1935): $\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} \geqslant 3 + \frac{6}{n-4}$, где $m_1 = \sqrt{1,2}$ и $m_2 = \sqrt{0,7}$. Минимальный и максимальный вес подопытных пчел равны 104 и 143 мг. Минимальный и максимальный вес контрольных пчел — 95 и 127 мг.

Индивидуальный вес четырех подопытных пчел, пересаженных в трутневые ячейки на «маточное» молочко, в семье № 77, которой давалась одна сахарная подкормка, равен 118, 98, 103 и 87 мг, средний вес — 102 мг, средний вес контрольных пчел — 115 мг.

Основной интерес представляет изменение длины хоботков подопытных пчел ввиду важного хозяйственного значения медоносных пчел в опылении красного клевера. Кроме того, длина хоботка — признак более постоянный; брать за основу изменения опытных пчел их вес трудно, так как он постоянно меняется.

Пчел для измерения фиксировали в 70°-ном спирте. Перед измерением хоботки отделяли от остальных частей тела и кипятили в течение 15 мин. в 10%-ном растворе KOH, а затем промывали в воде. Измерение проводили при помощи окуляр-микрометра. При подсчете длины хоботков учитывалось уплотнение хитина от фиксации в спирте и от действия KOH.

Средняя длина хоботков у подопытных пчел в семье № 77 равна 6,6652 мм, у контрольных — 6,3825 мм, причем минимальная и максимальная длина хоботков у подопытных пчел равна 5,59 и 7,15 мм, а минимальная и максимальная длина хоботков у контрольных — 4,97 и 7,01 мм. Как уже упоминалось, подопытных пчел в семье № 77 не было достаточно для получения достоверной разности.

Результаты измерения хоботков у пчел из семьи с дрожжевой подкормкой представлены в табл. 3.

Таблица 3

Измерение хоботков

Трутневые ячейки				Пчелиные ячейки			
№ группы	Колич. пчел в группе	Суммарная длина хоботков в мм	Средн. длина хоботков в мм	№ группы	Колич. пчел в группе	Суммарная длина хоботков в мм	Средн. длина хоботков в мм
1	10	71,1360	7,114	1	10	70,3144	7,031
2	10	69,9322	1,993	2	10	65,2442	6,524
3	10	66,5814	6,658	3	10	59,4584	5,945
4	10	65,1264	6,513	4	10	66,6128	6,661
5	10	69,5505	6,995	5	10	62,5334	6,253
6	5	30,5736	6,115	6	6	36,4788	6,08
Итого	55	—	6,78	—	56	—	6,44

Длина хоботков у подопытных пчел больше длины хоботка контрольных пчел на 0,34 мм (5,02%). Достоверность разности проверена по формуле. $\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} \geqslant 3 + \frac{6}{n-4}$, где $m_1 = \sqrt{0,00436}$ и $m_2 = \sqrt{0,00670}$. Минимальная и максимальная длина хоботка у подопытных пчел равна 5,22 и 7,30 мм, минимальная и максимальная длина у контрольных — 5,29 и 7,24 мм. Очевидно, в этой семье произошло общее удлинение хоботков благодаря дрожжевой подкормке, увеличение же хоботков у подопытных пчел можно отнести за счет увеличения питания благодаря укрупненной ячейке. Длина хоботков у четырех пчел, воспитанных в трутневых ячейках на «маточном» молочке, из семьи № 77 равна: 7,24; 7,31; 7,24 и 7,31 мм, средняя же длина хоботков у контрольных пчел из этой семьи — 6,38 мм. Следовательно, несмотря на пониженный вес, длина хоботков подопытных пчел оказалась больше длины хоботков контрольных пчел в этой семье.

Результаты нашей работы позволяют сделать следующие выводы: 1) при применении дрожжевой подкормки вес пчел, вышедших из трутневых ячеек, увеличивается на 6,08%, 2) длина хоботков при таких же условиях увеличивается на 5,02%.

Если у пчел, развивающихся в увеличенных ячейках, увеличивается вес и удлиняются хоботки, то пчелам требуется увеличенное количество пищи. Исходя из этого, при применении укрупненной ячейки лучше давать семьям дополнительное белковое питание в виде дрожжей, которые содержат значительное количество белков и витаминов.

Кроме того, в результате пересадок больше всего подопытных пчел удалось сохранить в семье с дрожжевой подкормкой (№ 27); очевидно, условия для воспитания расплода в безвзяточный период благодаря дрожжевой подкормке здесь были лучше, чем в семье № 77.

На основании опытов выяснилось, что во время главного взятка пчелы хуже принимают и воспитывают пересаженных личинок, несмотря на дополнительную подкормку в увеличенной дозе. Очевидно, инстинкт воспитания потомства к этому времени уступает место инстинкту накопления запасов.

Литература

Виноградова Т. В., 1951. Опыты по переделке природы пчелы, Сельхозгиз. — 1951а. Подкормка пчел сахарным сиропом с дрожжами, Пчеловодство, № 12.

Мартынов В. А., 1901. Семья пчел с исключительно трутневой вощиной, Изв. Моск. с.-х. ин-та, VII, кн. 1.

Михайлов А. С., 1927. Рабочие пчелы, воспитанные в трутневых ячейках, Русск. энтомол. обозрение, т. XXI, 3—4.

Поморский Ю. Л., 1935. Методы биометрических исследований, Ленингр. обл. изд-во.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ЖУРЧАЛКИ (DIPTERA, SYRPHIDAE) РАЙОНА ГОСУДАРСТВЕННОЙ ЛЕСНОЙ ПОЛОСЫ КАМЫШИН — СТАЛИНГРАД

Л. В. ЗИМИНА

Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова

Материалом для настоящей статьи послужили сборы и наблюдения, проводившиеся главным образом на Камышинском опорном пункте Всесоюзного научно-исследовательского агролесомелиоративного института летом 1951 г. С целью выявления фауны журчалок естественных лесных массивов обследовались байрачные леса Елшанской, Сестренкинской и Терновской лесных дач вблизи Камышина, облесенные балки в окрестностях Бекетовки (Горная поляна) и Тингутинского лесхоза в 60 км южнее Сталинграда. Кроме того, мною были использованы сборы Г. А. Викторова, Д. В. Панфилова и А. Н. Желоховцева и из других пунктов района трассы.

В таблице приводим общий список журчалок.

Наиболее обычны и многочисленны в районе полосы виды Eristalis, Syritta, Sphaerophoria, Paragus и Scaeva. К байрачным лесам и многолетним лесным посадкам привязаны Syrphus, Xanthogramma, Chilosia, Chrysotoxum, Zelima, Tubifera (у воды).

Журчалки-афидофаги, т. е. те, личинки которых питаются тлями, составляют более 30% зарегистрированных видов. Уничтожая массу тлей, они приносят несомненную пользу и потому заслуживают наибольшего внимания в районе полезащитного лесоразведения. Некоторые журчалки-афидофаги (например, Paragus bicolor, P. tibialis, Xanthandrus comtus, Scaeva pyrastri, Syrphus balteatus, Sphaerophoria scripta) имеют, повидимому, два поколения в году. Мухи первого поколения летают в июне и первой декаде июля, небольшая часть второго появляется в конце августа и в сентябре, основная же масса его зимует в фазе взрослой личинки или пупария, и тогда мухи появляются следующей весной, в апреле — мае. Из отложенных ими яиц и выходит первое поколение данного года.

Из журчалок-афидофагов трассы Камышин — Сталинград особого внимания заслуживают Pipizella. До сих пор было известно, что их личинки питаются преимущественно корневыми тлями, в районе же Камышина был установлен новый факт — питание личинок Pipizella нимфами листоблошек Psyllopsis discrepans Fl. на ясене европейском.

Личинки Pipizella heringi третьего возраста были найдены в колониях листоблошек в конце мая 1950 г.; 6 июня был обнаружен первый пупарий, массовое же окукливание началось 10—11 июня. Первые мухи вылетали 16, а основная масса — 18 — 22 июня. Таким образом, можно считать, что фаза пупария продолжалась 10—13 дней. Ясени, пораженные листоблошками, — это многолетние (40—45 лет) деревья, посаженные в один ряд в направлении с юга на север. Деформированные листоблошками листья и молодые побеги встречались во всей

№ п/п	Наименование вида	Местонахождение и дата
1	Pipiza festiva Mg.	Камышин, VII 1951
2	Pipizella heringi Zett.	„ 18.VI—20.VII 1950, VII 1951; Елшанка, 23.V 1950; Горная поляна, 6.VI 1951; Тингута, 10.VI 1952
3	P. virens F.	Камышин, 13.V 1951; Тингута, 8, 14, 16.V 1952
4	Liogaster metallina Mg.	„ 23.V 1950
5	L. nigricans Stack.	„ 2.VI 1951; Тингута, 10.VI 1952
6	L. splendida Mg.	Тингута, 21, 29.V 1952
7	Chrysogaster chalybeata Mg.	Сестренки, 30.VI 1950, 12.VIII 1951
8	Ch. solstitialis Flln.	Тингута, 2.VII 1952
9	Chilosia barbata Lw.	Сестренки, 5.VI 1950, 12.VIII 1951
10	Ch. conops Beck.	„ 12.VIII 1951
11	Ch. gigantea Zett.	„ 13.VIII 1951
12	Ch. latifacies Lw.	Камышин, 18.V 1951
13	Ch. mutabilis Flln.	„ 12.VI 1951
14	Ch. ruralis Mg.	„ 25—27.IV 1950
15	Ch. scutellata Flln.	„ 12.VI 1951; Сестренки, 12.VIII 1951
16	Ch. soror Zett.	Сестренки, 12.VIII 1951
17	Ferdinandea cuprea Scop.	Елшанка, 8.VII 1951
18	Pelecocera tricincta Mg.	Камышин, 11.VIII 1951
19	Paragus aegyptius Macq.	„ 8.V, 19.VII 1950, 17.V 1951
20	P. albifrons Flln.	„ 11.VI 1949; Тингута, 17.VI 1952
21	P. bicolor F.	„ 7.VIII 1949, 26, 27.VII 1950, 15.V, 6.VII 1951; Елшанка, 23.V 1950, 3.VII 1951; Сестренки, 30.VI, 10.VII 1950, 12.VIII 1951; Тингута, 29.V 1952
22	P. cinctus Schin.	Камышин, 27.VII 1950, 21.VII 1951
23	P. pulcherrimus Str.	„ 24, 26.VII 1950
24	P. strigatus Mg.	„ 28.VI, 18.VII 1950, 15—17.V, 1.VI 1951; Елшанка, 10.VIII 1951; Тингута 10, 17.VII 1952
25	P. tibialis Flln.	Камышин, 9.V, 2.VIII 1949, 29.IV, 13—26.VII 1950; Сестренки, 10.VII 1950; Елшанка, 10.VIII 1951; Тингута, 12, 17, 28.VI, 2. 10, 17.VII 1952
26	Melanostoma ambiguum Flln.	Камышин, 27.IV 1950
27	M. mellinum L.	Сестренки, 10.VII 1950
28	Xanthandrus comtus Harr.	Камышин, V 1950; Елшанка, VIII 1951
29	Scaeva pyrastri L.	„ 27.VII 1949; 31.V, 3—19.VI, 9—22.VII 1950, 13.V, 2.VI 1951; Белогорки, 21.VII 1949; Терновка, 14.VII 1950; Камышинская селекционная станция, 3.VI 1951; Елшанка, 10.VIII 1951; Тингута 11.V 1952
30	S. selenitica Mg.	Камышин, 5.VIII 1950
31	Syrphus albostriatus Flln.	„ 18.VII 1950, 17.V 1951; Сестренки, 27.V 1951
32	S. balteatus Deg.	Камышин, 31.V, 8—14.VI, 2, 15, 27.VII 1950; 12.VI, 6, 24.VII 1951. Сестренки, 12.VIII 1951; Саломатино-на-Иловле, 17.VII 1950
33	S. bifasciatus F.	Камышин, 15, 19.V 1950; Елшанка, 23.V 1950
34	S. corollae F.	„ 4, 12, 30.VI 1950. 10.VI 1951; Елшанка, 13.VII 1950; Тингута, 11, 16.V 1952
35	S. euchromus Kow.	Камышин, 26.IV 1950, 16.V 1951
36	S. grossulariae Mg.	Николаевский (левый берег Волги, пойма), 8.VIII 1951
37	S. latifasciatus Macq.	Камышин, 1.VII 1949, 22.VI 1950; 10.VI 1951; Липовка, 25.VI 1949; Тингута, 14, 16.V, 28.VI 1952
38	S. luniger Mg.	Камышин, 9.V 1949, 25—29.IV 1950
39	S. nitidicollis Mg.	„ 16.V 1949; Елшанка, 23.V 1950
40	S. ribesii L.	„ 9.V 1949; 15, 31.V 1950, 15.VI 1951
41	S. torvus O.-S.	„ 8, 30.VI 1950
42	S. vitripennis Mg.	„ 9.V 1949, 2.VI, 27.VII 1950, 15—31.V, 15—23.VI, 6.VII 1951; Сестренки, 9.VI, 10.VII 1950; Тингута, 8.VI 1951

№ п/п	Наименование вида	Местонахождение и дата
43	Sphaerophoria scripta L.	Камышин, 5.VI 1949, 25.IV—8.VII 1950, 11—18.V, 6.VII 1951; Белогорки, 21.VII 1949; Сестренки, 5, 10, 19, 30.VI 1950, 12.VIII 1951; Николаевский, 8, 13.VIII 1951; Тингута, 11, 29.V, 28.VI 1952
44	S. menthastri L.	Камышин, 26.IV, 30.V, 9.VI 1950, 13—16.V 1951; Сестренки, 9.VI 1950; Тингута 16.V 1952
45	Xanthogramma ornatum Mg.	Камышин, 12.VI, 6.VII 1951; Белогорки 21.VII 1949; Сестренки, 19, 30.VI 1950, 12.VIII 1951; Николаевский, 8.VIII 1951; Тингута, 8.VI 1951
46	Doros conopeus F.	Камышин, 5.VI 1949, 30.V 1951; Горный Балыклей, 27.V 1949; Сестренки, 9, 10.VI 1950; Тингута, 8.VI 1951
47	Chrysotoxum elegans Lw.	Сестренки, 12.VIII 1951
48	Ch. festivum L.	Камышин, 5, 6.VI 1949, 22.V, 1—3.VI, 27.VII 1950, 17—31.V, 12.VI 1951; Белогорки, 21.VII 1949; Горный Балыклей, 29.V, 5.VIII 1949; Елшанка, 23.V 1950; Тингута, 8.VI 1951; Сестренки, 3, 10.VI 1950, 12.VIII 1951
49	Ch. lineare Zett.	Горный Балыклей, 6.VII 1949
50	Ch. octomaculatum Curt.	Камышин, 10, 21.VI 1949, 1.VI 1950, 29, 30.V, 21.VI 1951; Сестренки, 19.VI 1950, 12.VIII 1951; Горная поляна, 7.VI 1951, Тингута, 8.VI 1951, 17.VI 1952
51	Ch. vernale Lw.	Камышин, 16.V 1949, 25.V 1950, 15.V 1951; Елшанка, 23.V 1950; Сестренки, 9.VI 1950; Тингута, 10.VI 1952
52	Psarus abdominalis F.	Камышин, 11.VI 1949, 15.VI 1951; Сестренки, 4, 5.VI 1949, 30.VI 1950; Березовая балка 6.VII 1949; Саломатино, 17.VII 1950; Тингута, 27.VII 1952
53	Volucella pellucens L.	Тингута, 15.VII 1952
54	V. zonaria Poda	Тингута, 17.VII, 10.VIII 1952
55	Eristalis abusivus Coll.	Горный Балыклей, 5.VIII 1949
56	E. aeneus L.	Камышин, 24.IV, 24.VI, 26—27.VII 1950, 14.V, 24.VII 1951
57	E. arbustorum L.	Камышин, 4—21.VI, 1, 17.VII 1949, 15, 22.VII, 3, 4, 25—30.VI, 2, 27.VII 1950, 25—30.V, 12—23.VI, 6—20.VII, 11.VIII 1951; Белогорки, 21.VII 1949; Саломатино, 17.VII 1950; Горная поляна, 7.VI 1951; Сестренки, 15.VII 1951; Николаевский, 8.VIII 1951
58	E. intricarius L.	Николаевский, 8.VIII 1951
59	E. nemorum L.	Камышин, 16.V 1951
60	E. pertinax Scop.	Елшанка, 8.VII 1951
61	E. sepulcralis L.	Камышин, 20, 23.VI, 6.VII 1951; Горный Балыклей, 5.VIII 1949; Тингута, 14.V, 14.VII 1952
62	E. tenax L.	Камышин, 1.VII—4.VIII 1949, 31.V—4.VI, 12—27.VII 1950, 30.V—11.VIII 1951; Камышинская селекционная станция, 12.VIII 1951; Николаевский, 8.VIII 1951
63	Myiatropa florea L.	Камышин, 4, 6.VI, 25.VII 1949, 1.VI 1950, 27.V, 20.VI 1951; Тингута, 8.VI 1951
64	Tubifera affinis Wahlb.	Камышин, 7.V 1950
65	T. continua Lw.	Тингута, 14.VII 1952
66	T. hybrida Lw.	Камышин, 20.VII 1951; Николаевский, 8.VIII 1951
67	T. pendula L.	Камышин, 3.VI 1950; Николаевский, 8.VIII 1951, Сестренки, 12.VIII 1951
68	T. trivittata F.	Камышин, 16.V 1949; Елшанка, 8.VII 1951
69	Parhelophilus frutetorum F.	„ 19, 31.V 1950
70	P. versicolor F.	„ 31.V 1950
71	Lampetia spinipes F.	Саломатино, 16.VI 1949; Тингута, 12, 17.VI, 11.VIII 1952

№ п/п	Наименование вида	Местонахождение и дата
72	Mallota megilliformis Flln.	Камышин, 8.V 1951
73	Cerioides conopoides L.	„ 21.VI 1949, 25, 29.VI 1950, 15—31.V 1951; Горная поляна, 6.VI 1951; Тингута, 7.VII, 11.VIII 1952
74	Tropidia scita Harr.	Тингута, 10.VI 1952
75	Syritta pipiens L.	Камышин, 4—21.VI, 4—13.VII 1949, 15.V—26.VII 1950, 30.V—20.VII, 28.VIII 1951; Белогорки, 21.VI 1949; Тингута, 8.VI 1951, 15, 17, 21.VII 1952; Николаевский, 8.VIII 1951
76	Zelima eumera Lw.	Камышин, 24.V 1950
77	Z. ignava Pz.	„ 31.V 1950
78	Z. sylvarum L.	Белогорки, 21.VII 1949; Николаевский, 8.VIII 1951
79	Eumerus strigatus Flln.	Сестренки, 12.VIII 1951; Николаевский, 8.VIII 1951; Тингута, 14, 29.V, 7.VII 1952
80	E. tricolor F.	Камышин, 21, 24.V, 1.VI 1950; Тингута, 8.VI 1951, 10, 17.VI, 7, 21.VII 1952
81	Spilomyia diophthalma L.	Камышин, 27.VII 1950

кроне, но основная масса их была на западной, обращенной к бору и более затененной стороне. Наиболее пораженными были крайнее южное и одно из средних деревьев. Интересно отметить, что на среднем дереве личинки Pipizella были моложе, чем на крайнем. Например, 9 июня на крайнем ясене 80% общего числа личинок были в конце третьего возраста, около 20% составляли свежие пупарии, и только две личинки были второго возраста; на среднем ясене 11 июня большинство личинок было конца второго или начала третьего возраста и встречалось гораздо реже. Вероятно, это можно объяснить тем, что самки Pipizella нашли средний ясень позже и находили его менее часто, чем крайний. Личинки Pipizella попадались в разных частях кроны и особенно часто — в сильно деформированных, побелевших листьях на концах побегов. При просмотре большого материала обращало на себя внимание изменение окраски личинок в зависимости от цвета пораженного листа. Обычно зеленые, личинки на побелевших листьях имели беловатый оттенок, а на подсохших, побуревших листьях оказывались коричневатыми, что делало их мало заметными. Пупарии в подобных условиях также имели соответствующий оттенок. Невольно напрашивается вывод о защитном значении окраски личинок Pipizella.

Как правило, в галле находилась одна личинка, изредка — две. Пупарии располагались на нижней стороне листочка, скрытые складками или краевым валиком галла. За время своего развития одна личинка Pipizella способна уничтожить нимф листоблошек в 5—20 галлах.

Из других хищных насекомых в галлах Psyllopsis иногда встречались личинки златоглазок, а также личинки и жуки божьих коровок (Coccinella 7-punctata L., Harmonia 4-punctata Pont.)

В 1951 г. ясени были поражены листоблошками очень незначительно, и личинки Pipizella встречались крайне редко.

Кроме листоблошек, личинки Pipizella в районе трассы Камышин — Сталинград уничтожали также галловых тлей на тополях и пробковом вязе. В середине июня 1950 г. в галлах Pemphigus bursarius L. на одном из видов тополей в дендрарии опорного пункта были найдены личинки третьего возраста Pipizella heringi. Тополя страдали от тлей очень сильно и 2-й год почти не давали прироста, так как большие скопления галлов на концевых побегах приводили к их усы-

ханию (см. рисунок). Личинки Pipizella встречались в 5—10% просмотренных галлов, чаще в более крупных, или в скоплениях галлов на концах побегов. Довольно плоская, личинка свободно проникает в галл через узкое отверстие и способна уничтожить тлей на одной—двух ветвях. С 22 июня стали встречаться пупарии, которые располагались снаружи или внутри галла (реже). В последнем случае к моменту выхода имаго очищенный личинкой от тлей галл подсыхает, отверстие его увеличивается, и муха свободно выходит из него. К концу июня живых тлей уже не было, и через засыхающие скопления галлов начали пробиваться слабые молодые побеги. Здесь



Галлы Pemphigus bursarius L. на тополе

весьма вероятна положительная роль личинок Pipizella в уничтожении тлей. Интересно еще отметить, что почти в каждом галле среди здоровых тлей встречалась одна пораженная паразитом Pachyneuron aphidis Behe (Chalcididae) — сильно раздутая и затвердевшая.

На осокоре, пораженном Pemphigus bursarius L. в гораздо меньшей степени, без угнетения концевых побегов, также встречались личинки Pipizella heringi.

В 1951 г. личинки Pipizella были найдены в красных галлах-мешочках тлей Tetraneura rubra Lecht. на листьях пробкового вяза, который был сильно поражен по всему району трассы.

В 1950 г. наиболее многочисленным из журчалок-афидофагов были Paragus, личинки которых встречались на различных растениях и особенно часто на синеголовнике, васильке (в колониях Megalosiphum jaceae L.) и ракитнике (в колониях Aphis medicaginis Koch.). Типичный биотоп, где чаще встречались как имаго, так и личинки Paragus,— открытые степные и слабо задернованные песчаные участки. В одной колонии тлей нередко были личинки разных видов (например, Paragus bicolor и P. tibialis). Пупарии чаще были скрыты в пазухах листьев (на синеголовнике) или под соцветием (на васильке и молочае). Если личинок в колонии было много, пупарии располагались на стебле, листьях, соцветиях и часто совсем близко друг к другу. Иногда личинки перед окукливанием переползали на соседние растения и уже там образовывали пупарии.

В 1951 г. Paragus встречались редко и основными афидофагами были Syrphus. В этом году во всем районе обследования тлями Yezabura communis Mordw. были сильно поражены дикие яблони, до 30%

листвы которых превратилось в закрученные, покрасневшие галлы. Эти яблони составляют основной семенной фонд для выращивания подвоя в плодовых питомниках. Главным врагом Y. communis являлись личинки Syrphus vitripennis, S. corollae, S. latifasciatus и S. balteatus, которые встречались приблизительно в каждом пятом из просмотренных листовых галлов и чаще всего — в сильно пораженных концевых побегах. В 1-х числах июня это были взрослые личинки третьего возраста, с 10-го чаще стали попадаться пупарии, а в середине месяца уже начали вылетать мухи.

Гораздо реже, чем личинки Syrphus, в колониях Y. communis встречались другие хищные насекомые: личинки галлиц (Itonididae), личинки и жуки Coccinellidae — Coccinella 7-punctata L., Propylaea 14-punctata L., Coccinula sinuatomarginata Fald. и личинки златоглазок (Chrysopidae).

Для того чтобы проследить взаимоотношения между всеми вышеперечисленными хищниками при их совместном обитании, мы помещали их в общий садок. Наиболее агрессивными оказывались очень подвижные личинки златоглазок, которые в первую очередь нападали на личинок жуков-коровок, тогда как личинок журчалок и галлиц они почти никогда не трогали. Нередки были случаи каннибализма, когда одна личинка златоглазки высасывала другую или же две нападали на третью. Муравьи, часто встречаемые в колониях тлей, индифферентно относились к насекомым-афидофагам.

Из тлей, которых уничтожали журчалки-афидофаги, следует указать Thelaxes dryophilus Schr. (на плюске желудей), Lachnus longipes Duf. и L. exsiccator Altum (на дубе), Tuberculatus querceus Kalt. и T. annulatus Hart. (в основном на молодых посадках дуба), Aphis medicaginis (на желтой и белой акации, люцерне, аморфе, шиповнике и ракитнике). На различных травянистых растениях встречались Metopeurum tanaceti L., Appelia tragopogoni Kalt., Brachyugvis artemisiae Narsik., Megalosiphum jaceae L., Titanosiphum bellicosum New., Pergandeida euphorbii Kalt.

Журчалки-афидофаги в районе трассы довольно часто страдали от различных паразитов. Например, личинки Syprhus vitripennis, взятые с отдельно стоящих в степи диких яблонь, были до такой степени заражены хальцидами, что из нескольких десятков образовавшихся пупариев только два дали мух. Обычно журчалок заражали хальциды рода Pachyneuron. Они вылетали из пупариев Pipizella (очень часто), Paragus (однажды из одного пупария вывелся 61 паразит!) и других журчалок-афидофагов. Кроме Pachyneuron, из пупариев Paragus выводились хальциды рода Ooencyrtus, а из пупариев Syrphus и Paragus Microteris aeruginosus Dalm.

Из семейства Ichneumonidae на журчалках паразитировали Bassus laetatorius F. (на Syrphus vitripennis) и B. albosignatus Graw. (на Paragus).

Из паразитических орехотворок (Cynipidae, Figitinae) были зарегистрированы самцы и самки Aspicera chlapowskii Kieff. — из пупариев Paragus, самцы и самки Tavaresia nigra Htg. — из пупария Pipizella.

Интересно, что в некоторых случаях паразитами журчалок оказывались паразиты тлей. Так, Pachyneuron aphidis Behe, известный паразит тлей (в Камышинском опорном пункте им были заражены Pergandeida euphorbii Kalt. и Pemphigus bursarius L.), в 1950 г. в очень сильной степени поражал личинок Paragus второго поколения, что, возможно, и явилось причиной малочисленности Paragus в следующем году.

В районе трассы журчалки приносят пользу не только как враги тлей, но и как опылители многих растений. Например, на клене остролистном, который во время цветения привлекает массу насекомых, журчалки составляют около 12% общего числа опылителей. Чаще

других посещали клен виды Sphaerophoria, Chilosia и Syrphus. Из других растений, в опылении которых журчалки принимали активное участие, можно назвать иву, яблоню, грушу, клен татарский, черемуху, крушину, калину, спирею, боярышник, липу. Однако наибольшую пользу журчалки приносят как опылители подсолнечника. Eristalis tenax L. — крупная, похожая на медоносную пчелу муха, очень обычная и многочисленная в течение всего лета, является одним из основных опылителей подсолнечника. В некоторых случаях на открытых песчаных местах E. tenax встречается на подсолнечнике чаще других его опылителей — одиночных пчел и шмелей.

В заключение следует сказать, что хотя биология журчалок еще слабо изучена, особенно в условиях степных районов нашей страны, роль их как истребителей тлей и опылителей, несомненно, заслуживает внимания.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ЭКОЛОГИЯ ПЕСТРЯКА РЕЛИКТОВОГО (CHRYSOPS RELICTUS MG., TABANIDAE, DIPTERA)

СООБЩЕНИЕ 2. ЭКОЛОГИЯ ОТКЛАДКИ ЯИЦ

К. В. СКУФЬИН

Кафедра зоологии Воронежского государственного университета

Как в отечественной, так и в западноевропейской литературе сведения об экологических условиях размножения и развития слепней крайне ограниченны. В то же время большое экономическое и медико-ветеринарное значение слепней в ряде природных зон СССР и задачи анализа условий возможного размножения слепней в новых ландшафтах планово преобразуемой природы заставляют более внимательно заняться изучением экологии фаз развития этих вредных двукрылых. В качестве объекта исследования в указанном направлении нами избран пестряк реликтовый (Chrysops relictus Mg.), являющийся одним из массовых видов слепней.

Основные наблюдения над откладкой яиц пестряка реликтового нами проведены в Усманском бору вблизи г. Воронежа. Наиболее регулярные сборы проводились в 1949 г., когда один раз в пятидневку в течение всего сезона (июнь — август) собирались все замеченные кладки со следующих двух участков: 1) отрезок западного берега пруда в поселке Маклок длиною в 60 м и 2) такой же длины отрезок правого берега р. Усманки в 1,5 км от поселка, причем последний участок включал 30 м перекатной и 30 м плесовой части берега. Методика сбора описана нами ранее (Скуфьин, 1949).

С участка в Маклокском пруду собрано за сезон 606 кладок пестряка реликтового, т. е. на 1 м береговой линии приходится приблизительно 10 кладок. На берегу р. Усманки собрано 95 кладок, и на 1 м приходится всего 1,5 кладки. Обилие кладок в Маклокском пруду следует поставить в связь с более однообразными условиями берега, равномерно низкого, заросшего почти исключительно манником и отдельными кустами тальника, а также с близостью поселка и водопоем стада. Участок берега на р. Усманке имеет разнообразную надводную растительность, в том числе густые кулисы высокой осоки (Carex gracilis) и камыша, внутри которых мы ни разу не находили кладок данного вида. Бóльшая часть кладок с этого участка собрана на одном большом кусте ивы, свесившемся над водой. Кроме того, пищевая база слепней здесь более ограниченна.

Несколько более высокие показатели количества яйцекладок были получены на участках р. Усманки вблизи Боровского кордона и затем вблизи станции Сомово в районе пастьбы более крупных стад рогатого скота. Так, плесовый участок правого лугового берега р. Усманки выше железнодорожного моста у станции Сомово, протяженностью в 30 м, с редкими зарослями манника, сусака зонтичного, камыша, стрелолиста и ежеголовника только за четыре сбора в 1948 г. дал 73 кладки, или 2,5 кладки на 1 м. Аналогичный 60-метровый участок правого берега против Боровского кордона только за два сбора дал 100 кладок.

Пестряк реликтовый использует для откладки яиц не только берег самой реки, но и берега затонов, стариц и луж в пойме. Так, одна из таких луж вблизи станции Сомово всего 20 м в окружности только за два сбора в июле и августе 1948 г. дала 29 кладок.

В качестве субстрата для кладки яиц пестряк реликтовый использует только растительность. Ни в одном случае нами не обнаружены кладки этого вида на хворосте, который в большом количестве появляется по берегам Маклокского пруда при спаде воды и который, как известно, широко используется некоторыми видами слепней (Олсуфьев, 1949). Чаще всего кладки находились на листьях манника, на листьях ив, свисающих над водой, на листьях и стеблях стрелолиста, частухи, ежеголовника, на свисающих с обрывистого берега луговых злаках и т. д. Разнообразие надводной растительности водоема определяет и разнообразие ассортимента субстрата кладок.

За единичными исключениями, все кладки находились над водным зеркалом как на самом урезе воды, так и над более глубокими местами — до 1,5—2,5 м (в случае обрывистого берега). Высота кладок над уровнем воды самая разнообразная — от 4—5 см (на стеблях стрелолиста) до 5—6 м (на листьях ив). Пестряк реликтовый не делает кладок на плавающих растениях типа кувшинок и водяных лилий, в изобилии представленных на р. Усманке, требуя известного минимального возвышения субстрата над водой. Этот вид пестряка использует для откладки яиц преимущественно отдельно стоящие, «маячные» растения. Особенно концентрированные кладки наблюдаются на отдельно стоящих среди открытого места кустах ивняка, на отдельных небольших разреженных кучках манника или других растений, стоящих среди открытой песчаной мели и т. п. В этих условиях на одном кустике стрелолиста мы находили до семи кладок, на одном стебле камыша — до 11 кладок, которые частично располагались друг на друге. Наоборот сплошные густые кулисы манника или камыша у обрывистых русловых берегов для кладок не используются. Можно подумать, что эти места не покрываются кладками потому, что они не пригодны для жизни личинок этого вида. Однако если среди этой густой кромки манника или камыша стоит отдельный куст ивы, он сейчас же покрывается десятками кладок, и личинки с него падают сюда же, под густую щетку растений. Отсюда можно заключить, что пестряк реликтовый при поиске мест для яйцекладки ориентируется на зрительный эффект «маячных» растений, наиболее рельефно выделяющихся из общей каемки береговой линии. Таких растений не так много, и поэтому они используются иногда до предела.

Важно отметить, что при усилении воздействия человека на береговую линию водоема привлекательность последней для откладки яиц пестряка реликтового может заметно возрастать. Пестряк широко использует для откладки яиц места, где растительность изрежена и более или менее перебита скотом или нечисто скошена с последующим отрастанием; также используются протоптанные в кулисах надводной растительности точки причала лодок, захода купальщиков, места, где берут воду, и т. п. В этом обстоятельстве можно видеть разгадку некоторой черты антропофильности в экологии данного вида.

Для того чтобы определить распространенность по р. Усманке участков берега с разной степенью оптимальности условий яйцекладки пестряка реликтового, нами был обследован сравнительно типичный отрезок правого берега р. Усманки против Боровского кордона протяженностью в 0,5 км. Здесь было выявлено девять чередующихся участков по 45—90 м следующих трех типов: 1) участки берега с оптимальными условиями откладки яиц, с разреженной растительностью и с кладками, разбросанными по всей береговой линии,— всего три участка общей протяженностью в 160 м или 32% от всего обследованного отрезка берега; 2) участки берега с ограниченными условиями кладки, с густой растительностью в виде кулис, но местами с перерывами, используемыми пестряком,— всего два участка в 130 м, или 26% длины берега; 3) участки берега с пессимальными условиями,

с густыми кулисами камыша или манника, — всего четыре участка в 200 м, или 42% длины берега.

На оптимальных участках за один сбор нами собиралось по 20—35 кладок, на участках второй группы — от 3 до 10, и, наконец, пессимальные участки были вовсе лишены кладок. Необходимо отметить, что по берегу р. Усманки оптимальные для кладок участки чередуются с участками пессимальными в соответствии со свойственной рекам физико-географической закономерностью чередования плесов и перекатов, глубоких мест и мелей, сильно заросших и более открытых участков. На основании указанной выше типичной количественной пропорции оптимальных и пессимальных участков берега р. Усманки, продукция кладок пестряка реликтового на 1 км двойной береговой полосы русла в луговой части поймы определяется нами в пределах от 3000 до 5000 за сезон (от 1 до 1,5 млн. яиц). Кроме русла, примерно такое же количество яиц откладывается в пойме реки — в пойменных озерах и старицах.

Кладки мы находили в 1949 г. в течение почти всего сезона лёта пестряка реликтового, с 5 июня по 19 августа. Уже 9 июня количество кладок достигло почти максимальных показателей; затем с колебаниями по отдельным пятидневкам кладка яиц продолжалась на довольно высоком уровне до середины августа. В 1950 г. мы собирали кладки с 8 июня по 29 августа, т. е. в течение 83 дней.

Условия откладки яиц пестряка на избранном для наблюдений участке Маклокского пруда подвержены значительным изменениям как по сезонам, так и по отдельным годам. Ведущим фактором этих изменений является колебание уровня воды в пруду, которое определяется как уровнем грунтовых вод, так и количеством осадков. По наблюдениям 1949 г., в июне и июле условия откладки яиц были благоприятны, однако к августу в значительной части участка (длиной в 35 м) между полосой манника и урезом воды пролегла полоса оголенного черного ила, и кладки находились только там, где часть манника еще доходила до уреза воды. В 1950 г., в связи с низким уровнем грунтовых вод, уже с конца мая условия яйцекладки на этом участке были исключительно неблагоприятны — все ивы и полоса манника были отделены от края воды широкой полосой черного ила, и кладки в небольшом количестве мы находили лишь на деревьях в верховьях пруда, за пределами участка. В 1951 г. уровень воды опять стоял значительно выше и процесс яйцекладки тормозился на этот раз тем, что урез воды входил далеко в гущу сильно разросшегося за прошлый год манника с добавившимися зонтичными гидрофитами.

Таким образом, в условиях водоемов с неустойчивым уровнем воды наиболее благоприятным для яйцекладки пестряка реликтового является лето с относительно нормальным и устойчивым уровнем воды, позволяющим пестряку использовать для кладки нависшие ивы и кромку надводных гидрофитов непосредственно у уреза воды. В р. Усманке, где уровень воды подвержен менее значительным колебаниям, можно было по наблюдениям в 1950—1951 гг. установить постепенное возрастание количества кладок к концу июля и к августу.

Наряду с кладками, нами отмечались все случаи нахождения на наших участках самок пестряка реликтового в момент откладки яиц. Всего за несколько лет зафиксировано 62 таких случая. По времени дня эти случаи распределяются следующим образом: 8—10 час. — один случай, 11—12 час. — 9, 13—14 час. — 22, 15—16 час. — 28 и 17—18 час. — два случая. Таким образом, основная масса кладок происходит в послеполуденные часы. Откладка наблюдалась при температуре воздуха от 16,5 до 25°. Первым этапом яйцекладки являются поиски подходящего места. Самка обычно низко летает над зарослями расте-

ний, присаживается на них, ползает вверх и вниз, летит на другие растения, вновь ползет снизу вверх, затем, перевернувшись, ползет вниз, опять улетает и т. д. Такие поиски иногда удавалось проследить в течение 20—25 мин., причем в ряде случаев самка улетала, не произведя кладки. Это указывает на известную степень требовательности самки к месту яйцекладки. Отражением этой требовательности и являются подмеченные в настоящей статье экологические связи.

Неизменное нахождение яйцекладок над водой указывает на то, что зрительный эффект блестящей водной поверхности в вертикальной проекции снизу является для самки пестряка реликтового необходимым стимулом к началу яйцекладки. Характерно, что самки почти во всех отмеченных случаях располагались головой вниз.

Продолжительность самого процесса откладки яиц колебалась от 50 до 105 мин., причем удлинение этого срока связано с влиянием неблагоприятных условий в момент кладки (пониженная температура 16—19°, ветер, сильно раскачивающий надводные растения, перемежающаяся облачность).

Сравнительно концентрированное расположение яйцекладок пестряка реликтового позволяет на основе изучения локализации кладок судить о слепневой продуктивности биотопов в отношении данного вида и о сезонности и условиях его размножения. Тем не менее для более точного представления о реальной плодовитости этого вида слепней необходимы данные о жизненной стойкости и условиях развития его яиц, что послужит материалом для следующего сообщения.

Литература

Олсуфьев Н. Г., 1949. О слепнях, распространенных в северной части Барабинской лесостепи, и некоторых способах борьбы с ними, Иссл. по краев., эксперимент. и описат. паразитол., АМН СССР, VI, М.

Скуфьин К. В., 1949. Материалы по исследованию мест выплода слепней в окрестностях Воронежа, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 6.— 1952. Экология пестряка реликтового — Chrysops relictus Mg. (Diptera, Tabanidae). Сообщение 1. Экология половозрелой фазы, там же, т. XXXI, вып. 5.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ФАУНА ЛИЧИНОК ТЕНДИПЕДИД И ГЕЛЕИД БОЛОТ ОКРЕСТНОСТЕЙ «ЗАЛУЧЬЯ»

В. Я. ПАНКРАТОВА

Зоологический институт АН СССР

Изучение фауны болот очень важно для разрешения вопросов эволюции организмов при переходе их от водного к наземному образу жизни. Из таких организмов большое значение имеют тендипедиды и гелеиды, среди которых имеются как водные, так и полуназемные и почвенные формы (Гиляров, 1944; Жадин, 1946).

По фауне личинок тендипедид и гелеид болот в литературе имеются очень скудные сведения.

Н. В. Болдырева (1926) указывает, что в изолированных болотах с песчано-глинистым дном и ничтожным развитием растительности личинки тендипедид встречаются единично. Появление их отмечено в апреле в талых водах, при температуре воды от 0 до 12,5° и пересыщении воды кислородом. Затем мелкие личинки тендипедид были найдены в конце августа — сентябре при сильном развитии нитчатых водорослей, образующих сплошной ковер в междукочьях, при дефиците кислорода в воде. К середине октября водоросли отмирают, количество организмов снижается, личинок тендипедид не найдено. Зимой, в декабре, в мокром иле подо льдом и снегом опять были найдены личинки тендипедид. В куске льда и ила при оттаивании их в лаборатории было найдено 10 живых личинок тендипедид. По определениям Н. Н. Липиной (1926), личинки эти принадлежали главным образом к Tendipes f. l. plumosus, T. f. l. thummi, Ablabesmyia ex gr. monilis, Polypedilum, Cryptochironomus (Cladopelma) и из Heleidae — к Bezzia. По Н. В. Болдыревой (1926), в болотах, связанных с другими водоемами, с пышным развитием водной растительности, летом личинки тендипедид были немногочисленны. Обитали они среди нитчатых водорослей и высших водных растений. По определениям Н. Н. Липиной (1926), здесь мы находим и более разнообразный состав личинок - Tendipes f. l. plumosus, T. f. l. thummi, Ablabesmyia ex gr. falcigera, Endochironomus ex gr. tendens (nymphoides), Cryptochironomus (Cladopelma), Psectrocladius ex gr. psilopterus, Orthocladiinae indet., Heleidae — Bezzia, Culicoides.

О. Гарниш (Harnisch, 1929) в работе по биологии болот указывает, что из двукрылых среди сплетений растений встречались тендипедиды, преимущественно обычные для пресных вод — Trichocladius, Cricotopus, Psectrocladius psilopterus, Endochironomus tendens (nymphoides), Ablabesmyia monilis, и из гелеид — Bezzia, Dasyhelea.

И. И. Кифер (Kieffer) в работах 1924 и 1927 гг. по тендипедидам болот Эстонии приводит длинный список имаго гелеид — 21 вид, принадлежащих к восьми родам, и тендипедид — 58 видов, принадлежащих к 21 роду. Большинство приведенных видов является новыми, и автор дает им наименования соответственно названиям болотных растений и торфа (sphagnicola, sphagnorum, turphosa, turphicola и т. п.), как бы желая подчеркнуть их безусловную принадлежность к болотам. К сожалению, для большинства определенных автором видов имаго неизвестны их личинки, а поэтому не может быть уверенности в том, что их личиночная стадия проходит развитие в болотах. М. С. Гиляров (1944) указывает, что тендипедиды Pseudoorthocladius curtistylus, Smittia gynocera личиночную стадию жизни проходят в почве.

Как видно из приведенных данных, большая часть личинок тендипедид в болотах принадлежала к обычным формам пресных вод.

Наши работы по изучению генезиза фауны болот проводились под руководством В. И. Жадина. Постоянные наблюдения на болотах осуществлялись Г. А. Стальмаковой, в них принимал участие и автор

настоящей работы. Наблюдения эти велись в основном на четырех разных болотах в окрестностях биологической станции Зоологического института АН СССР «Залучье» и в карьерах Леонтьевского торфяника в Вышневолоцком районе Калининской области с июня 1948 г. по ноябрь 1949 г. Всего с личинками тендипедид и гелеид было около 140 проб, бо́льшая часть из которых представляет собой качественные сборы скребком или сачком.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК

Всего в болотах и карьерах были обнаружены 34 формы личинок тендипедид и две формы личинок гелеид. Некоторые из личинок тендипедид несколько уклоняются от типичных и эти уклонения нами здесь отмечаются. Одна из личинок тендипедид является новой формой и мы приводим здесь ее отличительные черты.

Семейство Tendipedidae

Подсемейство Tendipedinae

Триба Tendipedini

1. Cryptochironomus cfr. «genuinae № 7» Lipina. Несколько отличается от типичной формы, описанной Н. Н. Липиной (1926). Длина личинки — 9 мм; щетинка усика не двойная, а простая; зубцы субментума коричневые, из них срединные смещены в один бок, оставляя с другого бока свободное пространство. Повидимому, уродливая форма. Типичная форма обитает на медленном течении реки и в кустах прибрежья.
2. Cryptochironomus ex gr. pararostratus Lenz.
3. Cryptochironomus ex gr. viridulus F.
4. Tendipes f. l. plumosus L. Во всех случаях нахождения в наших сборах взрослые формы отличаются от обычных озерных значительно меньшими размерами, не превышая длины в 15 мм. То же относится и к последующей форме.
5. Tendipes f. l. thummi Kieff.
6. Endochironomus ex gr. tendens Fabr.
7. Endochironomus ex gr. dispar Mg.
8. Polypedilum ex gr. nubeculosum Mg.
9. Polypedilum ex gr. convictum Walk. Отличается от типичной формы более длинной щетинкой усика, которая заходит за конец его.
10. Pentapedilum exectum Kieff.
11. Paratendipes ex gr. albimanus Mg.
12. Paratendipes cfr. albimanus Mg. Форма отличается от типичной тем, что первые боковые зубцы значительно ниже срединных, как у P. intermedius Tshernovskij.
13. Microtendipes rezvoi Tshernovskij.
14. Glyptotendipes ex gr. gripekoveni Kieff.

Триба Tanytarsini

15. Tanytarsus ex gr. lauterborni Kieff. Типичная форма обычно обитает в прибрежье озер. Несколько отличается от типичной формы тем, что щетинка усика расположена почти посредине первого членика, а не ниже средины его.
16. Tanytarsus ex gr. gregarius Kieff.
17. Tanytarsus ex gr. exiguus Joh.
18. Micropsectra cfr. trivialis Kieff. У нашей формы не видно шипов на цоколях усиков.

19. Psectrocladius ex gr. dilatatus v. d. Wulp.
20. Psectrocladius ex gr. psilopterus Kieff.
21. Cricotopus ex gr. silvestris Fabr.
22. Pseudorthocladius curtistylus Goeth.
23. Srichocladius ex gr. lucidus Staeg.
24. Metriocnemus fuscipes Mg.
25. Metriocnemus galae sp. n. Форма похожая на Metriocnemus vudjavricus, найденную Б. М. Александровым и описанную А. А. Черновским из оз. Малый Вудъявр на Кольском полуострове, на глубине 10,5 м, 3. VIII 1934. Наша форма от указанной выше отличается рядом признаков: 1) личинка 5—6, а не 8 мм длиной; 2) низ головы под субментумом не коричневый; 3) срединный зубец субментума несколько шире; 4) индекс усика одинаков, но второй членик усика в два раза длиннее и шире третьего, а не равен ему; 5) имеется второй (меньший) кольцевой орган в третьей четверти от основания базального членика; 6) лаутерборновы органы крупные, а не мелкие; 7) глаза два, передний маленький, тесно соприкасаются друг с другом, но не слиты; 8) анальные папиллы такой же величины, но имеют посредине перетяжки.
26. Limnophies ex gr. pusillus Eaton.
27. Smittia cfr. «typus V» (Lenz). Типичная форма живет в воде. Отличается от «типа V» тем, что анальные папиллы у этих личинок не трех-, а четырехчленистые.

Подсемейство Corynoneurinae

28. Corynoneura Winn.

Подсемейство Pelopiinae

29. Anatopynia varia Fabr.
30. Procladius Skuze.
31. Ablabesmyia ex gr. lentiginosa Fries.
32. Ablabesmyia cfr. monilis L. Наша форма отличается от типичной тем, что на подталкивателях имеет не по два, а по одному черному крючку.
33. Ablabesmyia cfr. tetrasticta Kieff. В отличие от типичной формы все зубцы глоссы данной формы одинаковы.
34. Ablabesmyia ex gr. falcigera Kieff.

Семейство Heleidae

1. Culicoides Latr.
2. Bezzia Kieff.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК ТЕНДИПЕДИД И ГЕЛЕИД В БОЛОТАХ

Козлово болото — осоково-сфагновое, расположено между оз. Коломно и Шитово. По Г. А. Стальмаковой, водоснабжение его происходит из озер, а весной — с окрестных холмов. Среди других исследованных нами болот оно наиболее богато фауной личинок тендипедид и гелеид. Всего на этом болоте — в луже, на болоте и в месте перехода болота в почву — было собрано 57 проб, из них 41 содержала личинки тендипедид и гелеид. Из личинок тендипедид найдено 24, из гелеид — две формы.

Наибольшее число форм (17) личинок тендипедид было найдено в небольшой, сильно загрязненной луже, расположенной у проселоч-

ной дороги; глубина воды в ней за период наблюдений колебалась; наибольшая — 70 см — наблюдалась в июне и сентябре 1948 г. и в мае и июле 1949 г., наименьшая — 35 см — была в августе 1948 г. и в сентябре 1949 г. Несмотря на наличие водной растительности, содержание растворенного в воде кислорода большую часть года было ничтожно (около 1 мг/л) как у дна, так и у поверхности, повидимому, вследствие сильного загрязнения. Основная часть личинок тендипедид и гелеид была сосредоточена в обрастаниях свай и бревен мостика (мох, нитчатые водоросли) и на высшей водной растительности, где кислородные условия были более благоприятными. Основной фон в течение почти всего периода наблюдений составляли личинки Tendipes f. l. plumosus L., встречаясь в пробах более чем по 10 особей, а в сентябре 1949 г. их насчитывалось даже более 150. Зимой (в январе) они жили подо льдом, в иле, при глубине воды 35 см и толщине льда 17 см. Менее многочисленны, но так же постоянны были личинки Procladius, а из гелеид — Bezzia. Иногда, но в больших количествах встречались Pentapedilum exectum Kieff., Polypedilum ex gr. nubeculosum Mg., Endochironomus ex gr. tendens Fabr., Trichocladius ex gr. lucidus Staeg., Cricotopus ex gr. silvestris Fabr. В небольших количествах были обнаружены Psectrocladius ex gr. psilopterus Kieff., Endochironomus ex gr. dispar Mg., Tendipes f. l. thummi Kieff., Glyptotendipes ex gr. gripekoveni Kieff., Anatopynia varia Fabr., Tanytarsus ex gr. lauterborni Kieff. и иногда единично встречались Ablabesmyia ex gr. monilis L., Cryptochironomus ex gr. pararostratus Lenz, Polypedilum ex gr. convictum Walk. и Tanytarsus ex gr. exiguus Joh.; из личинок гелеид — Culicoides.

Все перечисленные личинки тендипедид принадлежат к обычным формам пресных вод.

В болоте за тот же период исследований было найдено всего 12 форм личинок тендипедид и две гелеид. Сборы фауны производились как в верхней части сфагнового мха (0—10 см), так и на глубине ниже 10 см, среди разлагающейся растительности. Мох на болоте временами был покрыт водой (июнь, июль 1948 г., май, июль 1949 г.) или уровень воды понижался на 5—10 см от поверхности мохового покрова (август, сентябрь 1948 г. и сентябрь 1949 г.). В январе болото было покрыто льдом толщиной в 25 см. Кислородные условия в верхней части мха за период наблюдений большей частью были благоприятными (O_2—5,86—13,16 мг/л), только в июле 1948 и 1949 гг. содержание растворенного в воде кислорода падало до 0. Типично иловые формы, составляющие основную массу личинок в луже, в болоте отсутствовали совсем (табл. 1). Из обычных пресноводных форм иногда, но в больших количествах встречались еще Polypedilum ex gr. nubeculosum Mg., Ablabesmyia ex gr. monilis L. В небольшом количестве попадались личинки Tanytarsus gregarius Kieff. Иногда и единично встречались Pentapedilum exectum Kieff., Cricotopus ex gr. silvestris Fabr., Psectrocladius psilopterus Kieff., Micropsectra ex gr. trivialis Kieff., Paratendipes ex gr. albimanus Mg., Ablabesmyia ex gr. lentiginosa Fries. Довольно часто во влажном мхе, а в январе — во льду встречались личинки Paratendipes cfr. albimanus Mg. Появляются типичные обитатели мха — Metriocnemus fuscipes Mg. и Metriocnemus galae sp. n. Личинки Bezzia, как и в луже, были постоянно и в довольно порядочных количествах. Личинки Culicoides найдены лишь в июне и августе 1948 года.

На глубине 10 см в слое разлагающейся растительности при полном отсутствии кислорода или при ничтожном количестве его была найдена личинка Culicoides в июле 1948 г., а при содержании растворенного в воде кислорода 9,79 мг/л в мае 1949 г. — три личинки Metriocnemus galae sp. n.

В месте перехода болота в почву за весь период наблюдений найдены были всего лишь две личинки Tendipes f. l. thummi Kieff. в поверхностном слое влажной почвы в сентябре 1948 г., но они не являются характерными для данного биотопа.

Горчельское болото представляет собой осоково-сфагновую сплавину. Оно расположено на северо-западном берегу оз. Коломно, которое, повидимому, и питает его водой. Всего за период наблюдений здесь были собраны 42 пробы — в луже, на болоте и в месте перехода болота в почву. Личинки тендипедид и гелеид имелись только в 18 пробах и в очень незначительных количествах. Всего найдены 13 форм личинок тендипедид и две — гелеид (табл. 1). Большая часть из этих форм (11) жила в луже среди растений и в иле. Лужа значительно более мелкая, чем в Козловом болоте. Глубина воды в ней достигала 70 см лишь в мае 1949 г., в октябре того же года лужа обсохла, но грунт оставался влажным (глубина стояния воды —5—8 см); в остальное время глубина воды колебалась от 10 до 25 см. Растворенный в воде кислород в достаточном количестве наблюдался лишь в мае 1949 г. (6,66—8,43 мг/л), при наибольшей глубине воды; в остальное время года содержание его было ничтожно и даже падало до 0.

Не было ни одной формы личинок тендипедид, которая встречалась бы в течение всего года. В наибольшем числе (15 в пробе) найдены личинки Pentapedilum exectum Kieff. в июле 1948 г. Tendipes f. l. plumosus L., в изобилии встречающийся в луже Козлова болота, здесь был найден лишь однажды в июле 1948 г., в количестве пяти особей. Одна личинка Polypedilum ex gr. convictum Walk., ожившая в лаборатории при оттаивании, была найдена в марте 1949 г. во льду и три — в мае того же года на растениях. Trichocladius ex gr. lucidus Staeg. встретился один раз в числе трех особей в июле 1948 г. Имелись единичные нахождения Tanytarsus ex gr. lauterborni Kieff., Polypedilum ex gr. nubeculosum Mg., Ablabesmyia ex gr. falcigera Kieff., Endochironomus ex gr. dispar Mg., Psectrocladius ex gr. psilopterus Kieff., Corynoneura Winn.

Во влажном грунте обсохшей лужи в октябре 1949 г. встретилась одна личинка Paratendipes cfr. albimanus Mg. Личинки Bezzia Kieff. и Culicoides Latr. встречались единично, но первые чаще, чем вторые.

На болоте были обнаружены всего лишь три формы личинок тендипедид, характерных для влажного и подсыхающего мха: Paratendipes cfr. albimanus Mg. — во льду (ожили при оттаивании в лаборатории) и Metriocnemus galae sp. n., Pseudorthocladius curtistylus Goeth. — по одной личинке на глубине 10 см в слое разлагающейся растительности в мае 1949 г., когда моховой покров был под водой при содержании растворенного в воде кислорода 3,03 мг/л. Из гелеид найдена была лишь одна личинка Culicoides Latr. в августе 1948 г. на глубине 10 см в слое разлагающейся растительности при отсутствии кислорода. В вегетационный период в верхней части растительного покрова, даже и при благоприятных кислородных условиях, ни личинок тендипедид, ни личинок гелеид найдено не было. Также их не было найдено и в месте перехода болота в почву.

Болото за Бельской дорогой сфагново-осоковое, расположено в лесу у проезжей дороги, примерно в 0,5 км к западу от оз. Коломно. Питание (по Г. А. Стальмаковой) происходит за счет атмосферных осадков. В весенне-летнее время 1948 г. болото было покрыто водой, осенью уровень воды падал на 5—10 см ниже поверхности мохового покрова. За весь период наблюдений здесь было собрано 30 проб, в шести из которых были личинки тендипедид, а в 15 — личинки гелеид. Всего найдено шесть форм личинок тендипедид и две—гелеид (табл. 1).

Таблица 1

Распределение личинок тендипедид и гелеид в болотах окрестностей «Залучья»

№	Название видов	Торфяные карьеры	Козлово болото				Горчельское болото			Болото за [illegible] дорогой		Болото у оз. Нияночного		
				болото				болото				1-й участок		2-й участок
			лужа	живые растения	разложившиеся растения, глуб. 10 см	вязкий грунт	лужа	живые растения	разложившиеся растения, глуб. 10 см	живые растения	разложившиеся растения, глуб. 10 см	живые растения	разложившиеся растения, глуб. 10 см	влажная почва
	Семейство Tendipedidae													
1	Tendipes f. l. plumosus L.	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
2	T. f. l. thummi Kieff.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	Polypedilum ex gr. nubeculosum	+	+	+	—	—	+	—	—	+	—	+	—	—
4	Pentapedilum exectum	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
5	Glyptotendipes ex gr. gripekoveni	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	Paratendipes ex gr. albimanus	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
7	Polypedilum ex gr. convictum	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
8	Endochironomus ex gr. tendens	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	E. ex gr. dispar	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
10	Cryptochironomus ex gr. pararostratus	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	Trichocladius ex gr. lucidus	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
12	Cricotopus ex gr. silvestris	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	Psectrocladius ex gr. psilopterus	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
14	Tanytarsus ex gr. gregarius	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	T. ex gr. lauterborni	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
16	T. ex gr. exiguus	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	Procladius	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	Anatopynia varia	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	Ablabesmyia cfr. montis	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 1 (продолжение)

№ п/п	Название видов	Торфяные карьеры	Козлово болото: лужа	Козлово болото: болото: живые растения	Козлово болото: болото: разложившиеся растения, глуб. 10 см	Козлово болото: болото: влажный грунт	Горчельское болото: лужа	Горчельское болото: болото: живые растения	Горчельское болото: болото: разложившиеся растения, глуб. 10 см	Болото за Бельской дорогой: живые растения	Болото за Бельской дорогой: разложившиеся растения, глуб. 10 см	Болото у оз. Пиявочного: 1-й участок: живые растения	Болото у оз. Пиявочного: 1-й участок: разложившиеся растения, глуб. 10 см	Болото у оз. Пиявочного: 2-й участок: влажная почва
20	Ablabesmyia ex gr. lentiginosa	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
21	Psectrocladius ex gr. dilatatus	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
22	Corynoneura	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
23	Microtendipes rezvoyi	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	Cryptochironomus ex gr. viridulus	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	C. cfr. «genuinae № 7» Lipina	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26	Ablabesmyia ex gr. tetrasticta	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
27	A. ex gr. falcigera	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
28	Micropsectra cfr. trivialis	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
29	Paratendipes cfr. albimanus	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
30	Limnophyes ex gr. pusillus	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
31	Metriocnemus fuscipes	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32	M. galae sp. n.	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+
33	Pseudorthocladius curtistylus	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
34	Smittia cfr. «typus V» (Lenz)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
	Семейство Heleidae													
1	Culicoides	—	+	+	+	—	+	—	—	+	—	—	+	—
2	Bezzia	+	+	+	—	—	+	—	+	+	+	+	+	—

Условные обозначения: + данная форма есть, — отсутствует.

Личинки тендипедид заселяли только поверхностный слой мохового покрова болота при благоприятных кислородных условиях. В июле 1948 г. массового развития достигали личинки типично моховой формы Ablabesmyia ex gr. falcigera Kieff. В остальное время наблюдений эти личинки не встречались вовсе. Личинки A. ex. gr. tetrasticta Kieff., Polypedilum ex gr. nubeculosum Mg., A. ex gr. lentiginosa Fries., Psectrocladius ex gr. dilatatus v. d. W., Limnophyes ex gr. pusillus Eaton. встречались единично. Из гелеид в течение всего года как в поверхностном слое мохового покрова, так и на глубине 10 см, в зоне разлагающейся растительности (при незначительном количестве кислорода и даже при отсутствии его), встречались личинки Bezzia Kieff. Личинка Culicoides Latr. найдена была только один раз в поверхностном слое мха в июне 1948 года.

Болото у оз. Пиявочного вместе с озером окружено лесом. Оно состоит (по Г. А. Стальмаковой) как бы из двух участков. Первый участок примыкает к озеру и представляет собой сфагновую сплавину около 200 м шириной. Второй участок — кочковатое болото с разнообразной растительностью, образовавшееся после вырубки леса в 1944 г. Первый участок питается водой из озера, второй имеет, повидимому, атмосферное питание. Оба участка переходят непосредственно один в другой.

В первом участке, примерно до 20 м от озера, сфагновый мох был покрыт водой на 10—12 см в июне 1948 г., в остальное время наблюдений уровень воды снижался и глубина стояния воды была 5—10 см. Во втором участке уровень воды всегда был ниже мохового покрова на 5—10 см. Зимой болото промерзало на 15—20 см. Количество кислорода в местах сбора фауны в течение всего года было незначительно (наибольшее — 32% насыщения в верхнем слое мха в мае 1949 г.). Из личинок тендипедид в первом участке было найдено всего шесть форм (табл. 1). В верхнем слое мха, покрытого водой, были обнаружены личинки Polypedilum ex gr. nubeculosum Mg., Paratendipes ex gr. albimanus Mg., Ablabesmyia ex gr. monilis L. и из гелеид Bezzia Kieff; последняя, кроме того, встречалась и во влажном мхе. На глубине 10 см, в слое разлагающейся растительности, при ничтожном содержании кислорода (O_2—0,285 мг/л) найдены были личинки Bezzia Kieff. и при отсутствии кислорода — личинки Culicoides Latr.

Во втором участке были лишь единичные нахождения личинок — Metriocnemus galae sp. n., Smittia cfr. «typus V» (Lenz), Micropsectra cfr. trivialis? Kieff. Верхний слой почвы в то время был влажный. Личинки жили в слое 10—25 см, насыщенном водой.

Леонтьевский торфяник. Исследования карьеров Леонтьевского торфяника производились в конце августа, середине сентября и в конце октября 1949 г. Для обследования были взяты карьеры разного возраста. Наиболее старые карьеры оставались от разработки торфа с 1914 г. Глубина воды в них была 50—60 см, температура воды — от 15—17° в августе до 4—5° в октябре, растворенный в воде кислород — от 6,6 мг/л в августе до 1,14—2,69 мг/л в сентябре — октябре. Вода прозрачная, светложелтого цвета. Карьеры сильно заросли водной растительностью: поверхность воды была покрыта ряской. Здесь было найдено 11 форм личинок тендипедид (табл. 2). Благодаря небольшому объему воды в сильно заросшем карьере личинки тендипедид, как типично иловые, так и зарослевые, встречались и на торфе, и на растениях, и в толще воды. Наибольшего развития личинки тендипедид достигали в сентябре — октябре. В больших количествах были найдены личинки Endochironomus ex gr. dispar Mg., Glyptotendipes ex gr. gripekoveni Kieff., Tendipes f. l. plumosus L., Microtendipes rezvoi Tshernovskij, Cricotopus ex gr. silvestris

Fabr. В меньших количествах встречались Procladius Skuze. Paratendipes ex gr. albimanus Mg. и единично Trichocladius ex gr. lucidus Staeg., Polypedilum ex gr. nubeculosum Mg., Tanytarsus ex gr. gregarius Kieff., Cryptochironomus cfr. «genuinae № 7» Lipina.

Таблица 2

Распределение личинок тендипедид и гелеид в карьерах разного возраста в Леонтьевском торфянике

№ п/п	Название видов	Близ ст. Леонтьево			У дер. Дорки	
		Карьеры				
		1914 г.	1937 г.	1949 г.	1935—1936 гг.	1949 г.
	Семейство Tendipedidae					
1	Tendipes f. l. plumosus L.	+	+	+	+	+
2	Procladius Skuze	+	+	+	+	+
3	Glyptotendipes ex gr. gripekoveni Kieff. . . .	+	+	+	+	+
4	Anatopynia varia F.		+	+		+
5	Endochironomus ex gr. dispar Mg.	+			+	
6	Cricotopus ex gr. silvestris Fabr.	+	+			
7	Trichocladius ex gr. lucidus Staeg.	+	+		+	
8	Psectrocladius ex gr. psilopterus Kieff. . . .			+	+	
9	Microtendipes rezvoi Tshernovskij	+				
10	Polypedilum ex gr. nubeculosum Mg.	+				
11	Psectrocladius ex gr. dilatatus v. d. W. . . .				+	
12	Paratendipes ex gr. albinamus Mg.	+				
13	Tanytarsus ex gr. gregarius Kieff.	+			+	
14	T. ex gr. lauterborni Kieff, ...				+	
15	Tendipes f. l. thummi Kieff.		+			
16	Endochironomus ex gr. tendens Fabr.		+			
17	Cryptochironomus ex gr. viridulus F.				+	
18	C. cfr. «genuinae № 7» Lipina	+				
	Итого	11	8	5	10	4
	Семейство Heleidae					
1	Bezzia Kieff	+	+		+	

Карьеры более позднего происхождения, существующие с 1935—1937 гг., имели глубину 50—90 см, температуру воды от 14—18° в августе — сентябре до 5—7° в октябре, растворенный в воде кислород — от 2,27 мг/л в августе до 0,07—0,92 мг/л в сентябре — октябре. Цвет воды был желтокоричневый. Так же как и карьеры 1914 г., они сильно заросли водной растительностью. Карьеры этого возраста обследованы были в двух местах одного и того же торфяника: у ст. Леонтьево и дер. Дорки. Всего здесь было найдено 14 форм личинок тендипедид (табл. 2). Наибольшего развития достигали личинки Tendipes f. l. plumosus L., Procladius Skuze, Glyptotendipes ex gr. gripekoveni Kieff., Trichocladius ex gr. lucidus Staeg. В меньших количествах встречались Anatopynia varia Fabr., Psectrocladius ex gr. psilopterus Kieff., Tendipes f. l. thummi Kieff. и единично Endochironomus ex gr. dispar Mg., E. ex gr. tendens Fabr., Cricotopus ex gr. silvestris Fabr., Psectrocladius ex gr. dilatatus v. d. W., Tanitarsus ex gr. gregarius Kieff., T. ex gr. lauterborni Kieff. Cryptochironomus ex gr. viridulus Fabr.

Самые молодые из обследованных в 1949 г. карьеров начали свое существование в этом же году. Как и предыдущие, они были об

следованы в тех же двух местах. Глубина воды в них была 60—130 см, температура воды — от 13 — 19° в сентябре до 4—8° в октябре, растворенный в воде кислород — от 7,15 мг/л в августе до 0,38—10,41 мг/л в сентябре — октябре. Вода бурокоричневого цвета. Водная растительность почти отсутствует. Число форм обитающих здесь личинок тендипедид всего пять — в два раза меньше, чем в старых, заросших карьерах с уже устоявшимся режимом (табл. 2). Эти карьеры заселены исключительно иловыми формами — преимущественно Tendipes f. l. plumosus L. и в меньшей степени — Glyptotendipes ex gr. gripekoveni Kieff., Procladius Skuze, Anatopynia varia Fabr.

Карьеры торфяных болот заселяются личинками тендипедид в первый же год их образования. Личинки тендипедид достигают большого количественного развития, но ограничены числом форм. По мере того как карьеры становятся старше, они зарастают водной растительностью, режим в них устанавливается и мы наблюдаем большее разнообразие в фауне личинок тендипедид, но во всех карьерах основными остаются формы, нетребовательные к кислороду (первые четыре в табл. 2).

Из личинок гелеид только Bezzia Kieff. была найдена в старых карьерах.

Полуназемные формы в карьерах Леонтьевского торфяника отсутствовали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как было отмечено ранее и другими авторами (Болдырева, 1926, Липина, 1926; Harnisch, 1929), большая часть личинок тендипедид, обитающих в болотах, принадлежит к обычным пресноводным формам. Так, из 34 форм личинок тендипедид, найденных в болотах окрестностей «Залучья», 25 являются обычными обитателями зарослей или илистого и илисто-песчаного грунта наших пресных водоемов (табл. 1). Эти личинки приурочены к лужам на болотах, к торфяным карьерам и к болотным растениям. Остальные девять форм (последние в табл. 1) характерны для временных, пересыхающих водоемов, для влажного и подсыхающего мха, влажного грунта. В наших болотах они живут в сфагнуме, реже на других болотных растениях, в слое разлагающихся растений на глубине ниже 10 см или просто во влажной почве. По количественному развитию и качественному составу макрофауны, по Г.А. Стальмаковой, наиболее богаты осоково-сфагновые Горчельское и Козлово болота, в основном питающиеся озерной водой. Значительно беднее макрофауной сфагново-осоковое болото у Бельской дороги и еще более бедна сфагновая сплавина у оз. Пиявочного.

Личинками тендипедид наиболее богато Козлово болото (24 формы), где они занимают одно из первых мест среди других групп макрофауны. Значительно беднее личинками тендипедид Горчельское болото (13 форм). И еще более бедны этими личинками болото у Бельской дороги и болото у оз. Пиявочного (по шести форм). Более разнообразный качественный состав личинок тендипедид в Козловом болоте объясняется, во-первых, наличием глубоких постоянных луж, где могут перезимовать обитающие там массовые иловые формы, личинки которых и были обнаружены в больших количествах как в 1948 г., так и в 1949 г., и, во-вторых, наличием близко расположенных озер, из которых могут прилетать тендипедиды для откладки яиц в болоте.

В Горчельском болоте последнее обстоятельство также имеет место, но имеющиеся там лужи более мелкие и имеют временный характер, что не создает возможности для массового и постоянного развития многих форм личинок тендипедид.

Большая бедность качественного состава личинок тендипедид болот у Бельской дороги и у оз. Пиявочного может быть объяснена и отсутствием подходящих условий для перезимовки большей части форм и изолированностью этих болот от окрестных, богатых фауной тендипедид озер (само оз. Пиявочное фауной очень бедно).

К сожалению, на наших болотах физико химические исследования были недостаточными и совсем не было микробиологических наблюдений, а эти данные могли бы объяснить причины распределения фауны.

Судя по данным других авторов (Скадовский, 1928: Harnisch, 1929; Киселев, 1950), развитие фауны в болотах тормозится высокой кислотностью среды или даже ядовитыми действиями ее. В литературе имеются указания (Никитинский, 1926; Себенцов, 1926), что сфагново-торфяные болота имеют бо́льшую окисляемость и более низкое pH, чем осоково-торфяные, и личинки Anopheles развиваются хорошо в последних и плохо — в первых. Оба автора высказывают мысль, что здесь большая кислотность среды обитания может иметь косвенное значение, а прямая причина заключается в малой питательности вод.

Эта мысль подкрепляется и некоторыми нашими данными. Так, в осоково-сфагновом Козловом болоте массовая форма личинок тендипедид — Tendipes f. l. plumosus — отличается небольшими размерами, достигая 15 мм длины, в то время как в благоприятных условиях в озерах эти личинки достигают 30 мм длины. Известно, что в питании личинок T. f. l. plumosus (Родина, 1949) большое, если не основное, значение имеют бактерии. Какие группы бактерий имеют наибольшее значение в питании личинок тендипедид и все ли группы имеют значение,— это пока не выяснено. Но, по наблюдениям А. Г. Родиной, из предложенных личинкам Tendipes некоторых почвенных бактерий, дрожжевых грибков и азотобактера последний поглощался личинками наиболее интенсивно.

В верховых же болотах ни азотобактер, ни ряд групп других бактерий не найдены (Киселев, 1950). Очень вероятно, что нормальный рост личинок Tendipes в наших болотах лимитируется недостаточным количеством бактериальной пищи.

Ввиду недостаточного изучения эмбриологии представителей разных экологических групп тендипедид и почти полного отсутствия палеонтологических данных в настоящее время нельзя решить вопрос об их происхождении и эволюции. Все же в связи с изложенным здесь материалом я считаю возможным высказать некоторые соображения об адаптации личинок тендипедид к среде обитания и переходе их из одной среды в другую. Принимая высказывания ряда авторов (Рубцов, 1945; Кожанчиков, 1946; Жадин, 1950, и др.), что трахеи могли развиться только у насекомых, дышащих воздухом, можно считать, что личинки тендипедид первоначально обитали на суше. Переход их с суши в воду должен был происходить через влажную среду обитания. Наиболее древними из личинок тендипедид следует считать обитателей родников горных областей. По данным В. Я. Панкратовой (1950), родники гумидной зоны Гиссарского хребта населены преимущественно представителями подсемейства Orthocladiinae и Diamesinae, у которых трахейная система сохранилась лучше, чем у других подсемейств, обитающих в водоемах более позднего происхождения. И. А. Рубцов (1945) считает, что родниковые виды мошек (роды Prosimulium, Parasimulium и др.) более архаичны, так как обитают в более стабильных условиях.

По мере заиления водоемов в связи с их возрастом и ухудшением кислородного режима личинки тендипедид должны были приспособиться к новым условиям существования. Известно, что личинки тендипедид дышат всей поверхностью тела. Одновременно с редук-

цией трахейной системы у личинок тендипедид отмечалось появление и развитие гемоглобина в крови (Harnisch, 1925). Наиболее совершенными в отношении физиологической адаптации к плохим кислородным условиям из личинок тендипедид являются личинки рода Tendipes, обитающие в сильно заиленных или загрязненных водоемах. В наших болотах эти личинки нашли приют в торфяных карьерах и лужах. Личинки тендипедид, требовательные к кислороду, в болотах обитают среди высшей растительности, сплетений водорослей и во мху. В этой группе особое место занимают формы, обитающие во мху (Ablabesmyia ex gr. falcigera, некоторые виды рода Metriocnemus и др.). Эти личинки должны иметь какую-то физиологическую адаптацию к специфическим условиям жизни во мху, но в настоящее время вопрос этот не изучен. Такие типичные обитатели мха встречаются как на болотах, так и в родниках. Среди них встречаются и хищники, и растениеядные формы.

Представители рода Smittia, Pseudorthocladius curtistylus и некоторые другие Orthocladiinae личиночную стадию проходят во влажной почве, встречаясь на окраинах болот, в родниках с сочащейся водой, в пересыхающих арыках и тому подобных местах. Мне думается, что личинки этой группы, хотя и принадлежат к наиболее древнему подсемейству Orthocladiinae, уже вторично переходят через влажную почву к наземному обитанию. М. С. Гиляров (1944) считает, что Pseudorthocladius curtistylus и Smittia gynocera вторично переходят к наземному образу жизни через влажную почву.

Одним из доказательств этого является сильная редукция подталкивателей у наземных личинок тендипедид. Подталкиватели развиваются у личинок тендипедид на ранних стадиях эмбрионального развития, их можно считать древними органами. И. А. Рубцов (19.0), сравнивая эмбриональное развитие Simuliidae — семейства, ближайшего к Tendipedidae, но более древнего,—пишет: «В эмбриогенезе Simuliidae ложная нога возникает на сравнительно ранних стадиях развития, что надо считать признаком древности органа».

Адаптация личинок тендипедид при переходе их из водной среды к наземной (кроме уже упомянутой редукции подталкивателей) идет путем утолщения и уплотнения покровов тела, более сильной хитинизации челюстных органов и большей закругленности их зубцов, которые служат не только для захвата пищи, но и для рытья почвы, особенно грубой торфяной. У многих полуназемных форм происходит редукция усиков, подставок кисточек на преанальном сегменте тела, появляются на теле вместо щетинок короткие иглы. Эти приспособления, возможно, облегчают личинкам передвижение в почве. Мне кажется особенно интересным устройство заднего конца тела у некоторых видов полуназемных и наземных личинок Orthocladiinae— у многих форм он способен втягиваться внутрь вместе со своими придатками — анальными папиллами (или жабрами). Анальные папиллы у них в большинстве случаев бывают очень короткие и широкие. У некоторых полуназемных форм, как, например, у Smittia, близкой к «typus V» Lenz, анальные папиллы небольшие, тонкие, но как бы членистые (имеют поперечные перетяжки), благодаря чему вершинная часть их может втягиваться в основание и таким образом они могут укорачиваться. Укорачивание или втягивание внутрь тела анальных папилл, повидимому, защищает их тонкие покровы от случайных повреждений при передвижении личинок в почве. Ф. Ленц (Lenz, 1924) в работе о наземных молодых стадиях тендипедид рода Smittia (Phaenocladius) высказывает мысль, что в случае недостатка кислорода он из влажного воздуха может диффундировать через стенки анальных жабр этих личинок. Обитание во влажном воздухе физиологически предшествует существованию в сухом воздухе.

А. С. Мончадский (1936), разбирая вопрос о функции анальных жабер у водных личинок двукрылых, приходит к заключению, что они не являются органами дыхания, а служат только для осморегуляции. Может быть, при перемене среды обитания от водной к наземной изменяются и функции анальных жабер: будучи осморегуляторными органами в воде, они при вторичном переходе личинок на сушу служат органами дыхания. В пользу последнего говорит то, что редукция анальных жабер у наземных личинок шла по линии укорочения и расширения их или появления поперечных перетяжек, что одновременно сохраняло большую поверхность соприкосновения с воздухом и давало возможность в случае нужды скрывать их от внешних повреждений. Поскольку известно, что личинки тендипедид дышат всей поверхностью тела, при переходе их из воды на сушу проникновение кислорода из влажного воздуха может быть затруднено вследствие утолщения покровов тела, а анальные жабры, имея более тонкую кутикулу, могут облегчать этот обмен.

Личинки тендипедид, переходящие к наземному образу жизни, известны не только в подсемействе Orthocladiinae. Ц. Крюгер (Krüger, 1944) описывает новый вид Tanytarsus radens с рядом признаков у личинок, говорящих о их наземном образе жизни. Личинок T. radens он находил в торфяном болоте. Таким образом, мы видим, что переход от водного образа жизни к наземному происходит и среди более совершенного подсемейства Tendipedidae. Из этого же подсемейства такой переходной формой можно считать и встреченную в наших болотах личинку, близкую к типично водной Paratendipes ex gr. albimanus. Мы находили ее преимущественно во влажном мхе и во влажной болотной почве: она имела субментум, более приспособленный к захватыванию грубой почвы, чем у типично водной. Что касается личинок гелеид, то они вообще более, чем личинки тендипедид, приспособлены к жизни в почве, имея червеобразную с заостренными концами форму тела с плотной кутикулой. Личинки гелеид чаще и в бо́льших количествах, чем личинки тендепедид, живут во влажных местах — у родников, у уреза воды рек и озер и в болотных почвах.

Наши данные по распределению личинок тендипедид и гелеид в родниках (Панкратова, 1950) и в болотах подтверждают высказывания В. И. Жадина (1946), что «как в конечном звене генезиса водоемов (в болоте), так и в начальных стадиях (в родниках), в которых равным образом чисто водные биотопы стоят рядом или даже вперемежку с наземными биотопами, большую роль игрют амфибийные животные».

Л. С. Берг (1947) говорил, что болота — продукт жизнедеятельности организмов, а следовательно, первоначально организмы должны были попасть в болото с других субстратов. Он считал, что болотные организмы наиболее приспособлены к выходу как в воду, так и на сушу.

Таким образом, на основании наших данных, приведенных здесь, и высказываний других авторов, можно считать, что современные болота, как и родниковые топи, служат путем для перехода из водной среды к наземной и обратно.

Литература

Берг Л. С., 1947. Соображение о происхождении наземной, пресноводной и морской флоры и фауны, Бюлл. МОИП, отд. биол., № 5.

Болдырева Н. В., 1926. К вопросу изучения жизни луговых болот Окской поймы, Работы Окск. биол. станции, т. IV.

Гиляров М. С., 1944. Почвы как среда перехода беспозвоночных от водного образа жизни к наземному в процессе эволюции, Зоол. журн., т. XXIII, вып. 4.—1949.

Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, Изд-во АН СССР, М.—Л.
Жадин В. И., 1946. Проблема генезиса фауны и биоценозов континентальных водоемов СССР в четвертом пятилетнем плане, Зоол. журн., т. XXVI, вып. 5.— 1950. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии, Жизнь пресных вод СССР, т. III.
Киселев И. А., 1950. Жизнь в болотах и болотные отложения, Жизнь пресных вод СССР, т. III.
Кожанчиков И. В., 1946. Черты адаптации дыхания насекомых к условиям среды, Журн. общ. биологии, т. VII, № 1.
Липина Н. Н., 1926. Личинки тендипедид из бассейна реки Оки, Работы Окск. биол. станции, т. IV.
Мончадский А. С., 1936. Личинки комаров. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-та АН СССР.
Никитинский В. Я., 1926. Жизненный и физико-химический режим торфяного карьера и условия развития в нем личинок Anopheles maculipennis, Русск. журн. троп. мед., № 3.
Панкратова В. Я., 1950. Фауна личинок семейства Tendipedidae бассейна Аму-Дарьи, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. IX.
Родина А. Г., 1946. Роль бактерий в питании личинок тендипедид, ДАН СССР, т. LXVII, № 6.
Рубцов И. А., 1940. Мошки (Simuliidae). Фауна СССР, т. VI. вып. 6. — 1945. О неравномерности темпа эволюции, Журн. общ. биологии, т. VI, № 6.
Себенцов Б. М., 1926. Планктон торфяных карьеров в связи с нахождением в последних l. Anopheles, Русск. журн. троп. мед., № 3.
Скадовский С. Н., 1928. Общая физико-химическая характеристика Луцинского болота, Сб. «Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод».
Черновский А. А., 1949. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-та АН СССР.
Harnisch O., 1925. Vergleichende Studien über den Eisenstoffwechsel der Chironomidenlarven.—1929. Die Biologie der Moore. Die Binnengewässer, Bd. VII.
Kieffer J. J., 1924. Chironomiden der Hochmoore Nordeuropas und des Östlichen Mitteleuropas, Beitr. zur Kunde Estlands, Bd. X, Hft. 4. 1927. Weitere Beiträge zur Chironomidenfauna Estlands, Sitzungsber. der Nat.-Ges. Univ. Dorpat, Bd. XXXIII, Hft. 2.
Krüger C., 1944. Terrestrische Chironomiden. XIII. Tanytarsus radens n. sp., Zool. Anz., Bd. 144, Hft. 9/10.
Lenz F., 1924. Die terrestrischen Jugendstadien der Chironomiden-Gattung Phaenocladius und verwandte Formen, Arch. f. Hydrobiol., Bd. XIV.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

НОВЫЕ ДЛЯ ФАУНЫ СССР ВИДЫ ЗЛАТОК С ФИСТАШКИ (PISTACIA VERA L.) ИЗ ТУРКМЕНИИ (COLEOPTERA, BUPRESTIDAE)

В. Н. СТЕПАНОВ

Управление по заповедникам
Министерства сельского хозяйства СССР

По заданию Главного управления по заповедникам при Совете Министров СССР лесоустроительной экспедицией «Лесопроекта» в 1952 г. было произведено обследование и устройство территории с естественными фисташковыми насаждениями (Pistacia vera L.) в Бадхызском государственном заповеднике, расположенном в Серахском районе Ашхабадской области Туркменской ССР.

Выявление насекомых, вредящих фисташке, производилось лесопатологом З. Г. Юдиной. Среди собранного и присланного для определения материала заслуживают того, чтобы быть отмеченными, два новых для фауны СССР вида златок, являющихся вредителями фисташки в Туркмении.

Описание этих новых видов мы приводим ниже.

Туркменская фисташковая акмеодера—Acmaeodera judinae V. Stepanov, sp. n.

Продолговатая; переднеспинка чернобронзовая, надкрылья темнофиолетовые, слабо блестящие, с широкой поперечной зигзагообразной светложелтой перевязью у середины надкрылий во всю их ширину; с такого же цвета, но более узкой, несколько не доходящей до шва и скошенной к нему под углом перевязью в вершинной части надкрылий; с тремя желтыми пятнышками на каждом из надкрылий в основной его половине, расположенными у шва — в основной четверти надкрылий, посредине — в основной трети их и сбоку, перед серединой — на эпиплеврах. Снизу черная, покрыта белыми волосковидными чешуйками, не образующими густого покрова.

Голова довольно большая, глаза заметно выдаются. Темя не шире полуторного поперечного диаметра глаза. Лоб между глазами в 1,5 раза длиннее своей ширины, едва заметно сужен к основанию, с прямыми боками, со слабым, но явственным продольным вдавлением; скульптура его состоит из правильных ячеек. Глаза большие, овальной формы. Наличник короткий, широкий, с широкой, но неглубокой дугообразной вырезкой внешнего края. Усики короткие черные, сильно расширены начиная с пятого членика; второй членик их почти в 1,5 раза длиннее третьего, но короче четвертого; четвертый членик наиболее удлиненный, почти в два раза длиннее третьего; вершины внутренней расширенной части всех остальных члеников, кроме последнего, тупоугольные.

Переднеспинка поперечная, почти в 1,8 раза шире своей длины в наиболее расширенной ее части у середины и несколько шире основания надкрылий. Бока переднеспинки округлены и не сильно, почти равномерно, сужены к вершине и основанию. Передний край переднеспинки едва заметно двувыемчатый, со слабо выступающими передними углами. Основание ее слабо изогнутое, с продольным бороздчатым окаймлением и с сильно возвышенным краевым гребнем по бокам предщитковой ямки. Посредине переднеспинка с выпуклостью, рассеченной довольно глубокой продольной бороздкой, берущей начало в глубокой предщитковой ямке; в основной половине — с заметным поперечным вдавлением, соединяющим глубокие вдавления на боках у основания; дно этих вдавлений лишено какой-либо скульптуры, гладкое, блестящее. Диск переднеспинки в равномерной ячеистой скульптуре со слабыми сглаженными в них следами зерен.

Надкрылья в 2,3 раза длиннее их общей ширины у основания, с округленными и слабо зубчатыми вершинами; вдоль основания, за возвышенным бортиком с сильным продольным вдавлением. Бока надкрылий от первой до второй трети их длины слегка выемчаты, у второй трети слегка расширены, а далее коротко сужены к вершинам. Бороздки надкрылий, образованные крупными и редко расположенными круглыми точками, — поверхностные, промежутки между ними не выпуклые, равномерные, в очень редкой, разбросанной в два ряда мелкой пунктировке, поверхность их не шагренированная, лишь слабо поперечно-морщинистая. Чешуйки, сидящие в мелкой пунктировке промежутков надкрылий (в два ряда), — редкие, тонкие, длинные, волосковидной формы.

Передне-, средне- и заднегрудь в глубокой и сгущенной пунктировке. Брюшко блестяще-черное, в неглубокой и редкой пунктировке, так же как грудь, покрыто волосковидными чешуйками, не создающими плотного покрова. Анальный сегмент с широкой округленной вершиной.

Ноги короткие, черные. Основной членик задних лапок заметно короче двух последующих за ним члеников, вместе взятых. Коготки длинные, простые.

Длина — 5,2—6,8 мм, ширина —1,8—2, 3 мм.

Описан по 15 экз., добытым З. Г. Юлиной с дикой фисташки (Pistacia vera L.) 27.V 1952 г. на территории Бадхызского государственного заповедника, в урочище Кирлек, Серахского района, Ашхабадской области, Туркменской ССР.

Типы хранятся в коллекции автора.

Описанный вид относится к секции златок рода Acmaeodera Eschsch., типичным представителем которой является A. taeniata Fab. Наиболее близок он к A. glasunovi Sem., с которым должен быть поставлен рядом. От последнего он отличается меньшими размерами; более расширенной и более округленной на боках переднеспинкой; отсутствием шагренировки на поверхности надкрылий, менее углубленными бороздками на них, образованными редко расположенными и слабо углубленными точками, плоскими промежутками между ними; иным расположением и иной формой чешуек, которые у нашего вида уже и длиннее; сильным развитием светложелтых поперечных перевязей на надкрыльях и другими признаками.

Наряду с A. glasunovi Sem., вредящим косточковым плодовым породам во многих, главным образом горных, районах Таджикистана, Узбекистана и других республик, наш вид следует считать серьезным вредителем фисташки (Pistacia vera L.) в специфических пустынных районах Средний Азии.

Для определения нового вида приводим таблицу.

1 (2). Переднеспинка в срединной части с почти параллельными боками, одной ширины с надкрыльями у их основания; боковые вдавления на ней у основания неглубокие. Поверхность надкрылий шагренированная. Надкрылья с двумя узкими (часто разорванными на отдельные пятна) поперечными оранжево-желтыми перевязями у середины надкрылий и в их вершинной части, а также с 8—10 пятнами такого же цвета в их основной половине и у вершины. Бороздки надкрылий углубленные, образованные сближенными, продолговатой формы точками. Промежутки между ними возвышенные. Чешуйки на надкрыльях копьевидной формы. Тело бо-более удлиненное, суженное. Длина 6,1—8,3 мм. Узбекистан (Фергана), Таджикистан (долина р. Варзоб). На семячковых плодовых. Вредная форма . . . . . . **Acmaeodera glasunovi** Sem.

2 (1). Переднеспинка с округленными боками, наиболее расширена у середины, шире основания надкрылий; боковые вдавления на ней у основания глубокие. Поверхность надкрылий не шагренированная. Надкрылья с двумя очень широкими светложелтыми поперечными перевязями — за срединой и в вершинной части, а также с шестью такого же цвета маленькими пятнышками в основной их половине. Бороздки надкрылий поверхностные, образованы круглыми, редко расположенными точками. Промежутки между ними плоские. Чешуйки на надкрыльях волосковидной формы. Тело более укороченное, расширенное. Длина 5,2—6,8 мм. Туркменистан: Ашхабадская область (Бадхызское нагорье). На фисташке (Pistacia vera L.). Вредная форма . . . . **A. judinae** V. Stepanov, sp. n.

Туркменская фисташковая антаксия — Anthaxia (Haplanthaxia) judinae V. Stepanov, sp. n.

Удлиненная, сверху уплощенная; вся золотисто-медная (♀) или золотисто-зеленовато-медная с зеленым лбом (♂), снизу бронзовая с медным оттенком (♀), в негустых белых волосках.

Голова очень большая; с большими, округло выдающимися в стороны глазами; заметно шире переднего края переднеспинки. Темя широкое, не менее чем в 1,5 раза шире поперечного диаметра глаза; посредине с заметным отлогим, продольным вдавлением. Лоб широкий, плоский, без заметных вдавлений, расширен к основанию, которое заметно шире темени и в $1\frac{1}{3}$ раза шире его длины между глазами; бока его у середины слегка вогнуты внутрь. Скульптура лба состоит из равномерно расположенных небольших, правильных, многогранных ячеек с зернами внутри. Волоски на лбу белые, редкие, короткие, заметны только при рассматривании их сбоку. Наличник короткий, широкий, с широкой и довольно глубокой дугообразной вырезкой внешнего края, служит непосредственным продолжением лба и от него не отделен. Глаза очень большие, почти яйцевидной формы. Усики не длинные, темномедные (♀) или зеленовато-медные (♂), едва заходят за вершинную треть переднеспинки (♂) или несколько короче (♀); зубчатые, начиная с третьего членика. Первый членик усиков сильно удлинен, более чем в два раза длиннее своей ширины; третий членик в 1,5 раза длиннее второго и почти равен по длине четвертому (едва короче).

Переднеспинка большая, слегка поперечная, наиболее расширена за срединой (от основания); в $1\frac{1}{3}$ раза шире своей длины; бока ее дугообразны, слегка более сужены к вершине, чем к основанию; передний край переднеспинки сильно двувыемчатый, с широко выступающей ее передней частью; передние углы слегка выдают-

ся, основание почти прямое, с тупыми задними углами. Посредине переднеспинка — с поверхностной, но вполне явственно вдавленной продольной бороздкой, а по бокам, в основной половине перед задними углами,— с широкими отлогими, но довольно глубокими вдавлениями. Скульптура переднеспинки состоит из равномерных мелких ячеек, с явственными мелкими зернами внутри. Покрыта переднеспинка короткими белыми и редко расположенными волосками, заметными лишь на боках или при рассмотрении сбоку. Боковой киль переднеспинки слегка выгнут вниз у основной трети ее длины и доходит только до ее вершинной трети.

Щиток равносторонне треугольный, с округленными углами, посредине вдавленный, в мелкосетчатой структуре, одного цвета с надкрыльями и переднеспинкой (♀) или слегка зеленоватый (♂).

Надкрылья в 2,2 раза длиннее их общей ширины у основания, за плечами сильно выемчаты, постепенно расширяясь ко второй трети длины, откуда дугообразно сужены к вершинам. Последние закруглены порознь и окаймлены эпиплеврами, края которых с сильными зубчиками, начиная от вершинной трети их длины. С боков, вдоль основания, надкрылья с поперечным вдавлением, разделяющимся на два, которые занимают только $^{2}/_{3}$ ширины каждого надкрылья. Сильное поперечное вдавление имеется также и у основной трети длины надкрылий; оно соединяется с боковыми вдавлениями у основания надкрылий, оставляя заметно возвышенной всю срединную прищитковую их часть. Шов надкрылий возвышен лишь в их вершинной половине. Чешуйчатая скульптура надкрылий сглаженная, заметно поперечно-морщинистая, без явственных следов продольно-точечной пунктировки. Надкрылья, так же как и переднеспинка, покрыты короткими белыми и редко расположенными, но более явственными волосками.

Подбородок посредине слегка выемчатый. Переднегрудь в неявственной зернисто-ячеистой поперечно-морщинистой скульптуре: задний отросток ее довольно широкий, бока его едва вогнуты внутрь, перед вершиной слегка углообразно расширен; вершина заостренная. Брюшко темнобронзовое с медным оттенком у ♀, в сглаженной, едва явственной ячеистой скульптуре не блестящее, покрыто более длинными, чем на верхних частях тела, белыми прилегающими волосками. Анальный стернит цельный, без каких-либо вдавлений или выемок на боках; вершина его у ♂ и ♀ срезана прямо, но у ♂ посредине едва выемчатая.

Ноги зеленовато-бронзовые, недлинные, первый членик задних лапок значительно длиннее второго и третьего члеников, вместе взятых, но короче длины трех последующих члеников. Коготки длинные, простые. ♂ — длина 5,4 мм, ширина 1,8 мм; ♀ — длина 6,2 мм, ширина 2,8 мм.

Описан по 2 экз.: 1 ♂ и 1 ♀, добытым З. Г. Юдиной на фисташке (Pistacia vera L.) 27.V 1952 г. в урочище Кирлек Бадхызского государственного заповедника, Серахского района, Ашхабадской области, Туркменской ССР.

Типы хранятся в коллекции автора.

По эпиплеврам, окаймляющим вершины надкрылий, строению анального стернита и скульптуре переднеспинки описанный вид относится к подроду Haplanthaxia Reitt.

Наиболее близок он к A. (Haplathaxia) umbellatarum F. (inculta Germ.), перед которым он должен быть поставлен.

Как от него, так и от всех остальных видов подрода наш вид отличается анальным стернитом (♂ и ♀), не имеющим каких-либо вдавлений или выемок на боковых краях; очень широкой головой с выдающимися в стороны глазами; сильно расширенным теменем;

коротким, расширенным к основанию, широким лбом, с боками, слегка вогнутыми внутрь, и другими признаками.

Он может быть определен по следующей таблице.

1 (2). Анальный стернит без каких-либо вдавлений или выемок с боков; вершина его срезана прямо, посредине без выемки (♀) или со слабой выемкой (♂). Темя не менее чем в 1,5 раза шире поперечного диаметра глаза. Лоб укороченный, расширен к основанию, со слегка вогнутыми внутрь боками, в $1^1/_3$ раза шире своей длины. Удлиненный, сверху уплощенный. Весь золотисто-медный (♀) или золотисто-зеленовато-медный с зеленым лбом (♂); снизу бронзовый. Длина — 5,4—6,2 мм. Туркменистан (Серахский район Ашхабадской области). На фисташке (Pistacia vera L.) Вредная форма . . . . **A. judinae** V. Stepanov, sp. n.

2 (1). Анальный стернит с более или менее глубоким продольным вдавлением или с ямкой на вершине, иногда с выемкой на боковых краях.

3 (4). Анальный стернит с выемками на боковых краях и с глубоким узким продольным вдавлением на вершине. Темя не шире поперечного диаметра глаза. Лоб удлиненный с параллельными боками, уже своей длины. Продолговатый, слабо уплощенный. Весь медного цвета со слабым красноватым или зеленоватым оттенком. Длина 4—7 мм. Средиземноморье (Алжир, Марокко, Испания, южная Франция, Италия), отчасти Средняя Европа до южной Германии, Чехословакии, Венгрии; Турция, Сирия (?); Киевская область (?), Крым. На дубе (Quercus ilex L.), дикой груше (Pyrus mamorensis), каштане, фисташке (Pistacia terebinthus L.) и Rhus pentaphyllus. Вредная форма. (Syn.: inculta Germ.) . . . . **A. umbellatarum** F.

4 (3). Анальный стернит без выемок на боковых краях, но с продольным вдавлением или ямкой на вершине . . . . Другие виды подрода **Haplanthaxia** Reitt.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ГЛУБОКОВОДНЫЕ РЫБЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ СССР

Т. С. РАСС

Институт океанологии АН СССР

Дальневосточные моря — Берингово, Охотское и Японское — существенно отличаются от морей, омывающих южные, западные и северные берега СССР. Для них характерно наличие больших глубин — свыше 3000 м, содержащих типичную глубоководную фауну. В непосредственно примыкающей к дальневосточным морям северо-западной части Тихого океана располагается одна из самых глубоких впадин Мирового океана — Курило-Камчатская впадина; глубина ее достигает 10 377 м (Удинцев, 1954). Фауна этой впадины была исследована только совсем недавно и оказалась очень богатой и разнообразной (Зенкевич, Бирштейн, Беляев, 1954; Зенкевич, 1954).

Настоящая собственно глубоководная фауна представлена в водах СССР только в глубинах дальневосточных морей и прилежащей части Тихого океана; ее почти нет в глубинах Полярного бассейна (Андрияшев, 1953) и вовсе нет в отравленных сероводородом глубинах Черного моря. Изучение этой фауны позволяет осветить совершенно особую, не представленную в других морях, кроме дальневосточных, часть животного мира нашей страны.

До последних лет глубоководная ихтиофауна наших морей оставалась очень слабо изученной. Небольшое число ловов глубоководных рыб было произведено в дальневосточных водах в 1892—1896 и 1903—1906 гг. экспедициями судна «Альбатрос» (Jordan a. Gilbert, 1899; Evermann a. Goldsborough, 1907; Gilbert a. Burke, 1912), затем в 1932 г.— экспедициями Государственного гидрологического института и Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии (Дерюгин, 1935; Шмидт, 1933, 1935, 1938, 1950; Андрияшев, 1937, 1952), в 1946—1948 гг. — курило-сахалинской экспедицией Зоологического института АН СССР и Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии. Специальные исследования глубин, по широкому плану и с достаточным оборудованием, начались, однако, только с 1949 г., с выходом в Тихий океан и дальневосточные моря замечательного советского экспедиционного судна «Витязь». В период с 1949 по 1953 г. экспедициями «Витязя» был собран богатый материал по глубоководным рыбам, впервые позволяющий представить себе эту часть нашей ихтиофауны.

Как показано преимущественно трудами А. П. Андрияшева (1935, 1939, 1953), глубоководная ихтиофауна отчетливо разделяется на две существенно различные группы видов: древнеглубоководную, или собственно глубоководную (ниже показано, что правильнее именовать эту группу океаническо-глубоководной), и вторично-глубоководную, или прибрежно-глубоководную.

Собственно глубоководные виды принадлежат к семействам, имеющим всесветное распространение в глубинах Мирового океана и не представленным, как правило, в водах материковой отмели: у них имеются специальные приспособления для жизни в глубинах: телескопические глаза, органы свечения и т. п. Их распространение отображает взаимосвязи глубинных вод и историю этих связей. Таковы, например, группы Stomiatoidei, Opisthoproctoidei, Scopeliformes, Saccopharyngiformes, Notacanthiformes, Macruriformes, Ceratioidei и многие другие.

Вторично-глубоководные виды принадлежат к семействам, широко представленным в водах материковой отмели до глубины в 200—500 м (Cottidae, Liparidae, Scorpaenidae, Agonidae, Zoarcidae), лишь отдельные представители которых приспособились к жизни в глубинах. Приспособление этой группы видов произошло относительно недавно и у ее представителей не выработались специальные органы, характерные для видов собственно глубоководной ихтиофауны.

Как показывают новейшие данные, имеется, однако, несколько семейств, переходных между этими группами. Таковы, например Brotulidae: большинство видов этого семейства свойственно океанским глубинам, но особые группы видов имеются в водах материковой отмели и прибрежных. Таковы — в меньшей мере — Moridae, представляющие собой, по существу, группу полуглубоководных рыб нижней зоны материкового свала (Расс, 1954); но это семейство обладает своеобразными органами свечения (Haneda, 1951).

Предлагаемая работа представляет собой очерк собственно глубоководной ихтиофауны дальневосточных морей, до последнего времени остававшейся очень слабо изученной; вторично-глубоководная фауна затрагивается нами только попутно.

Собственно глубоководная ихтиофауна дальневосточных морей и прилежащей части Тихого океана содержит, по нашим данным, около 60 видов, принадлежащих к 25 семействам. Наиболее бедна глубоководная ихтиофауна Японского моря, представленная всего пятью-восемью видами; в Охотском море насчитывается 12 видов, в Беринговом море — 25—29 видов, в Курило-Камчатской впадине — около 50 видов.

Список видов собственно глубоководной ихтиофауны дальневосточных морей приведен в табл. 1.

Как видно из табл. 1, глубоководная ихтиофауна Японского моря представлена видами пяти семейств: Alepocephalidae, Argentinidae, Gonostomidae, Moridae, Oncocephalidae, Ceratiidae. Только одно из этих семейств — Moridae — представлено в Японском море тремя видами, остальные имеют по одному виду. Для вод Японского моря указаны и три вида семейства Brotulidae, иногда также относимого к числу древнеглубоководных. Но семейство Brotulidae занимает промежуточное место между древнеглубоководными и вторично-глубоководными, имея в своем составе, наряду с типично глубоководными океаническими формами (Bassozetus и др.), особые группы мелководных прибрежных видов (Norman, 1935); к последним примыкают указываемые для Японского моря (Линдберг, 1947) виды Sirembo imberbis (Temm. et Schl.), Haplobrotula armata (Temm. et Schl.) и, повидимому, Neobythites (Watasea) sivicola (Jordan et Snyder). Поэтому нет достаточных оснований для рассматривания семейства Brotulidae в составе собственно глубоководной ихтиофауны Японского моря.

Ни один из видов глубоководной ихтиофауны Японского моря не является свойственным только этому водоему — все они имеются в прилежащих водах Тихоокеанского побережья Японии (Линдберг, 1947; Okada a. Matsubara, 1938). Эти виды, несомненно, вселились (и вселяются) в Японское море из Тихого океана через Сангарский и

Список глубоководных рыб дальневосточных морей СССР

Название видов	Моря: Японское (Линдберг, 1947)	Моря: Охотское (Шмидт, 1950; Полутов, 1954; собств. данные)	Моря: Берингово (Андрияшев, 1939; Джордан и Эверманн, 1896—1900; собств. данные)	Примечание
Alepocephalidae				
Alepocephalus umbriceps Jordan et Thompson	+	—	—	Пойман в Сангарском проливе
Ericara salmonea Gill et Townsend	—	—	+	
Argentinidae				
Argentina semifasciata Kish.	+	—	—	
Leuroglossus stilbius schmidti Rass	—	+	+	
Bathylagidae				
Bathylagus pacificus Gilbert	—	+	+	
B. milleri Jordan et Evermann	—	+	+	
Gonostomidae				
Maurolicus japonicus Ishikawa	+	—	—	
Cyclothone microdon Günther	—	+	+	
C. pallida Brauer	—	—	+	Пойманы к северо-востоку от Командорских о-вов
C. signata Garman	—	—	+	
Gonostoma vitiazi Rass	—	—	+	
Chauliodontidae				
Chauliodus macouni Bean	—	+	+	
Alepisauridae				
Alepisaurus aesculapius (Bean)	—	+	+	
A. (Caulopus) borealis (Gill)	—	—	+	Вероятно, идентичен с A. aesculapius
Scopelidae				
Lampanyctus leucopsarus Eigenmann et Eigenm.	—	—	+	
L. nannochir Gilbert	—	—	+	
L. nannochir laticauda Kulikowa	—	+	—	
L. jordani Gilbert	—	—	+	Пойманы к северо-востоку от Командорских о-вов
Electrona arctica (Lütken)	—	—	+	
Synaphobranchidae				
Histiobranchus bathybius Günther	—	—	+	
Notacanthidae				
Polyacanthonotus challengeri (Vaill.)	—	—	+	
P. altus (Gill et Townsend)	—	—	+	Сомнительный вид
P. longus (Gill et Townsend)	—	—	+	» »

Название видов	Моря			Примечание
	Японское (Линдберг, 1947)	Охотское (Шмидт, 1950; Полутов, 1954; собств. данные)	Берингово (Андрияшев, 1939; Джордан и Эверманн, 1896—1900; собств. данные)	
Moridae				
Antimora microlepis Bean	—	—	+	
Podonema longipes (Schmidt) . . .	—	+	—	
Lotella maximowiczi Herz.	+	—	—	Пойман в Сангарском проливе
L. phycis (Temm. et Schleg.) . . .	+	—	—	
Physiculus japonicus Hilgendorf . .	+	—	—	Пойман в Сангарском проливе
Macruridae*				
Coryphaenoides cinereus Gilbert . .	—	+	+	
C. pectoralis Gilbert	—	+	+	
C. acrolepis (Bean)	—	+	+	
C. angustifrons Rass	—	+	—	
C. clarki (Jordan et Gilbert)	—	—	+	
C. firmisquamis (Gill et Townsend) .	—	—	+	
C. suborbitalis (Gill et Townsend) .	—	—	+	
C. lepturus (Gill et Townsend) . . .	—	—	+	
Melamphaidae				
Melamphaes lugubris Gilbert	—	—	+	
M. nycterinus Gilbert	—	—	+	
Oncocephalidae				
Halieutaea stellata (Vaill.)	+	—	—	
Ceratiidae				
Cryptopsaras couesii Gill	+	—	—	
Всего	8 (5+3)**	12	29 (24+5)*	

* М. Катаяма (Katayama, 1942) описывает для Японского моря новый вид Macruridae по экземпляру, приобретенному на рынке г. Цуяма. Существуют, однако, две Цуямы: одна — на берегу Японского моря, вторая, более известная,— недалеко от первой, в центральной части южного Хонсю, на железной дороге, соединяющей Япономорское и южное побережья. Для включения этого вида в состав япономорской ихтиофауны необходимо уточнение места его поимки.

** В скобках показан состав фауны — количество основных видов и количество видов, встреченных у границы водоема (в Сангарском проливе) у Командорских о-вов.

Корейский проливы: три из них: A. umbriceps, L. maximowiczi, Ph. japonicus — добыты пока только у входа в Японское море, в Сангарском проливе, у Хакодате. Судя по распространению в Японском море найденных в его водах (и в Сангарском проливе) восьми видов глубоководных рыб, изображенных на рис. 1, они проникают в этот водоем частью с востока, через Сангарский пролив (A. umbriceps,

L. maximowiczi, L. phycis, Ph. japonicus), частью с юга, через Корейский (Цусимский) пролив (A. semifasciata, M. japonicus, H. stellata, Cr. couesii). Бедность глубоководной фауны Японского моря при наличии в нем глубин свыше 4000 м объясняется как относительно недавним происхождением глубин этого водоема (Дерюгин, 1935, 1939; Линдберг, 1937), так и мелководностью соединяющих его с океаном и с Охотским морем проливов: наибольшая глубина их около 150—200 м. Очевидно, что вселиться в Японское море через проливы могли только те немногие глубоководные виды, которые способны подниматься в верхние слои моря. A. umbriceps, A. semifasciata, M. japonicus представляют собой обитателей верхнего слоя батипела-

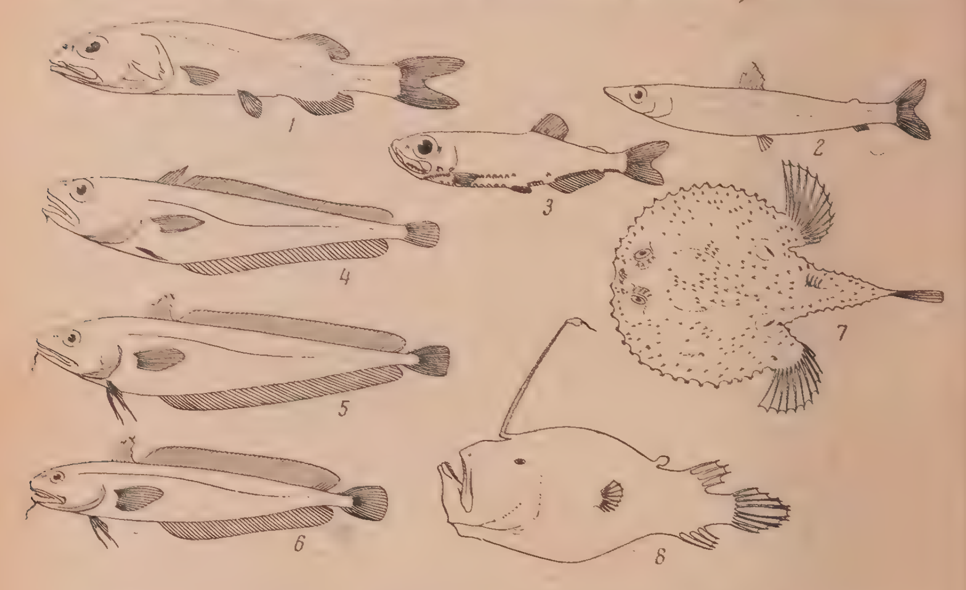


Рис. 1. Глубоководные рыбы Японского моря

1 — Alepocephalus umbriceps, 2 — Argentina semifasciata, 3 — Maurolicus japonicus, 4 — Physiculus japonicus, 5 — Lotella maximowiczi, 6 — L. phycis, 7 — Halieutaea stellata, 8 — Cryptopsaras couesii

гиали; L. maximowiczi, L. phycis, Ph. japonicus, — по существу, полуглубоководные рыбы материкового склона; H. stellata и Cr. couesii также выходят на относительно небольшие глубины.

Глубоководная ихтиофауна Японского моря, будучи тесно связана с фауной Тихоокеанского побережья Японии, оказывается совершенно обособленной от фауны других дальневосточных морей. Как видно из табл. 1, ни один из составляющих ее пяти (восьми) видов не встречается ни в Охотском, ни в Беринговом морях. Не встречены они также в водах Курило-Камчатской впадины (Расс, 1954).

Глубоководная ихтиофауна Охотского моря содержит 12 видов, относящихся к восьми семействам (табл. 1). Четырьмя видами представлены Macruridae, двумя — Bathylagidae, по одному имеют Argentinidae, Gonostomidae, Chauliodontidae, Alepisauridae, Scopelidae, Moridae.

В отличие от Японского моря, в Охотском море представлены (рис. 2), наряду с обитателями верхнего слоя батипелагиали (L. stilbius schmidti, Ch. macouni, L. nannochir laticauda, A. aesculapius) и материкового склона (P. longipes), виды среднего слоя (B. pacificus, B. milleri), нижних и придонных слоев батипелагиали (C. microdon, C. cinereus, C. pectoralis, C. acrolepis, C. angustifrons). Часть этих видов встречается только на глубинах более 1000 м (C. microdon, —

Мухачева, 1954; C. acrolepis, C. angustifrons), часть может быть встречена и на меньших — до 300—400 м — глубинах, но, как правило, также свойственна океанским глубинам. Несмотря на то, что Охотское и Японское моря связаны проливом Лаперуза (очень мелководный про-

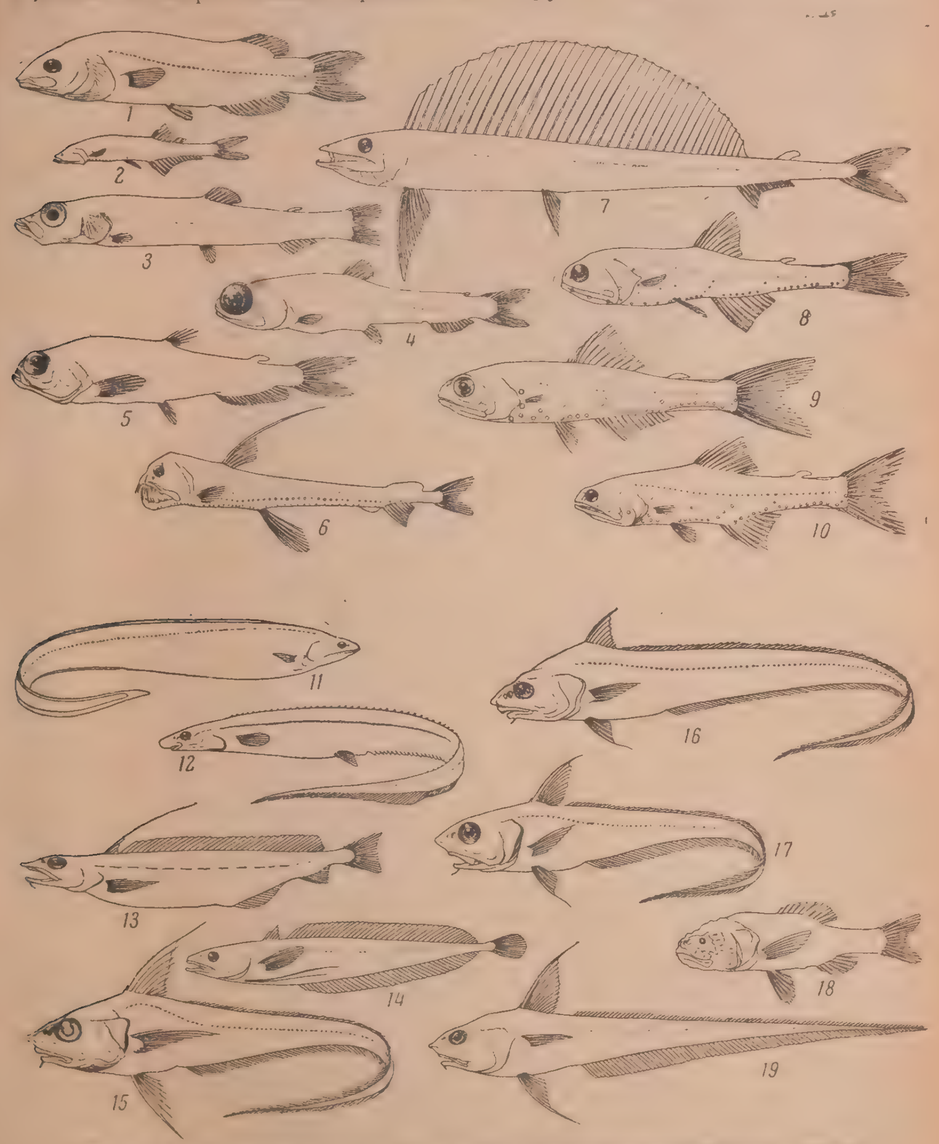


Рис. 2. Глубоководные рыбы Охотского и Берингова морей (часть видов)

1 — Ericara salmonea, *2* — Cyclothone microdon, *3* — Leuroglossus stilbius schmidti, *4* — Bathylagus pacificus, *5* — B. milleri, *6* — Chauliodus macouni, *7* — Alepisaurus aesculapius, *8* — Lampanyctus nannochir, *9* — L. leucopsarus, *10* — L. nannochir laticauda, *11* — Histiobranchus bathybius, *12* — Polyacanthonotus challengeri, *13* — Antimora microlepis, *14* — Podonema longipes, *15* — Coryphaenoides cinereus, *16* — C. pectoralis, *17* — C. acrolepis, *18* — Melamphaes nycterinus, *19* — Coryphaenoides lepturus. *1, 8, 9, 11, 12,* ***13, 18, 19* — в Охотском море не встречены**

лив Невельского не может иметь никакого значения), собственно глубоководная ихтиофауна их не имеет ничего общего. Малая глубина пролива Лаперуза (около 100 м) в этом случае не является единственным решающим фактором, поскольку виды верхнего слоя батипелагиали встречаются и на относительно малых глубинах. Так, L. stilbius

schmidti встречается от глубины в 50 м (наши данные), B. milleri — от 183 м (наши данные), Ch. macouni — от 73 м (Barraclough, 1950) L. nannochir laticauda — от 309 м (Куликова, 1954). Замечательно, что для глубоководных рыб Японского моря малая глубина Сангарского пролива (около 150 м) не явилась препятствием для расселения этим путем. Можно полагать, что наряду с мелководностью пролива Лаперуза и с характером обмена через него вод Охотского и Японского морей, причиной разобщения глубоководной ихтиофауны этих водоемов является различие источников ее происхождения. Это показано ниже.

Из 12 видов, составляющих глубоководную ихтиофауну Охотского моря, три четверти (9 видов) — общие с Беринговым морем (табл. 1) и Курило-Камчатской впадиной (Расс, 1954а). Два вида — L. nannochir laticauda и C. angustifrons — имеются только в Охотском море и в водах Курило-Камчатской впадины, один вид — P. longipes — в Охотском море, в Курило-Камчатской впадине и у северной части Тихоокеанского побережья Японии (Куликова, 1954; Расс, 1954а). Возможно, что эти три вида сформировались в водах Охотского моря и Курило-Камчатской впадины, частично (P. longipes) расселяясь отсюда вдоль Тихоокеанского склона Японии. Чисто автохтонных, только Охотскому морю свойственных, древнеглубоководных видов в этом водоеме не найдено. Описанные П. Ю. Шмидтом (1933, 1950) в качестве автохтонных охотоморских видов Bathylagus ochotensis Schmidt и B. arae Schmidt являются, повидимому, синонимами B. pacificus Gilbert и B. milleri Jordan a. Evermann, имеющихся в водах Курило-Камчатской впадины.

Наиболее богатую и пока наименее изученную глубоководную ихтиофауну из трех дальневосточных морей содержит Берингово море (табл. 1 и 2 и рис. 2). В этом водоеме встречено 29 видов[1] из 12 семейств собственно глубоководных рыб, считая в этом числе также добытые у Командорских о-вов виды (в табл. 1 и 2 показаны в скобках).

Наибольшим числом видов — семью — представлены Macruridae, причем четыре из них — Coryphaenoides (Macrurus) clarki, C. firmisquamis, C. suborbitalis, C. lepturus — не встречены за пределами Берингова моря. Из четырех видов Gonostomidae постоянным обитателем глубин Берингова моря является только один — C. microdon; три вида — C. pallida, C. signata, G. vitiazi — добыты нами только на пороге моря, в проливе с востока от Командорских о-вов. Они, повидимому, не являются постоянными обитателями этого водоема. Точно так же из четырех видов Scopelidae постоянными обитателями глубин Берингова моря являются два — L. leucopsarus и L. nannochir, а два вида — L. jordani и E. arctica — встречены только на востоке от Командорских о-вов.

Следующим по числу видов является семейство Notacanthidae, однако только один из трех указываемых видов — P. challengeri — безусловно имеется в Беринговом море; два вида — P. longus и P. altus — описаны Т. Гиллом и Ч. Таунсендом (Hill a. Townsend, 1897) по одному экземпляру каждый, и видовая самостоятельность их нуждается в подтверждении. Точно так же из двух указываемых для Берингова моря видов Alepisauridae — A. aesculapius и A. (Caulopus) borealis — обособленность последнего нуждается в подтверждении. Семейства Bathylagidae и Melamphaidae представлены двумя видами

[1] Виды, добытые у юго-восточной Камчатки, т. е. вне географических пределов собственно Берингова моря, не включены в этот список. Это Anotopterus pharao Zugmayer, Coryphaenoides (Chalinura) spinulosa Gilbert et Burke, [illegible] pterotum Gilb. et Burke (Расс, 1954а).

каждое, семейства Alepocephalidae, Argentinidae, Chauliodontidae, Synaphobranchidae, Moridae имеют по одному виду.

Таким образом, в составе глубоководной ихтиофауны Берингова моря имеются, наряду с батипелагическими планктофагами и мелкими хищниками (типа Chauliodus), также крупные батипелагические хищники — Alepisauridae, а наряду с придонными и придонно-батипелагическими Macruridae и Moridae, чисто донные Notacanthidae и Synaphobranchidae. Собственно глубоководная ихтиофауна в Беринговом море, очевидно, включает большее число разнообразных экологических

Таблица 2

Географическое распространение глубоководной ихтиофауны Берингова моря в прилежащих водах

Виды Берингова моря (Андрияшев, 1939, Гильберт и Бурке, 1912, собств. данные)	Курило-Камчатская впадина (Расс, 1955)	Побережье Америки от Аляски до Калифорнии (Шульц и Уэлендер, 1936; Клеменс и Вилби, 1946)	Охотское море (собств. данные)	Тихоокеанское побережье Японии (Окада и Матсубара, 1938)
Ericara salmonea	—	+	—	
Leuroglossus stilbius schmidti	+	+	+	—
Bathylagus pacificus	+	+	+	—
B. milleri	+	+	+	—
Cyclothone microdon	+	+	+	—
C. pallida *	+	—		
C. signata *	+	—	—	
Gonostoma vitiazi *	+	—	—	+
Chauliodus macouni	+	+	+	
Alepisaurus aesculapius	+	+	+	
A. (Caulopus) borealis	—	+	—	
Lampanyctus leucopsarus	+	+	—	
L. nannochir	—	+	—	
L. jordani *	+	—	—	+
Electrona arctica *	+	+	—	
Histiobranchus bathybius	+	—	—	+
Polyacanthonotus challengeri	+	—	—	+
P. altus	—	—		
P. longus	—	—		
Antimora microlepis	+	+	—	+
Coryphaenoides cinereus	+	+	+	
C. pectoralis	+	+	+	+
C. acrolepis	+	+	+	+
C. clarki	—	—		
C. firmisquamis				
C. lepturus	—	—	—	
Melamphaes lugubris	—	+		
M. nycterinus	+	+	—	—
Всего 24 (29)	14 (19)	15 (16)	9	7

* Отмечены виды, встреченные в проливе к востоку от Командорских о-вов.

В скобках показано общее количество видов, включая добытые у Командорских о-вов.

типов, чем в Охотском и Японском морях, и гораздо полнее населяет и использует глубины этого водоема. В то же время в составе ее не найдены очень характерные для глубин более южных частей океана Ceratioidei, Idiacanthidae, Stomiatidae и др.

Соотношения глубоководной ихтиофауны Берингова моря и прилежащих районов показаны в табл. 2.

Из 24 (29) видов глубоководной ихтиофауны Берингова моря (табл. 2) три четверти — 18 (23) видов — общие с глубинами прилежащих частей Тихого океана; в том числе 12 (13) видов — общие как с глубинами Курило-Камчатской впадины, так и с глубинами Американского побережья, два (шесть) вида (C. pallida, C. signata, G. vitiazi, L. jordani, H. bathybius, P. challengeri) — общие только с Курило-Камчатской впадиной и не заходят восточнее Берингова моря, четыре вида [E. salmonea, L. nannochir, A. (C.) borealis, M. lugubris] — общие только с глубинами американского побережья и не заходят западнее Берингова моря. Шесть видов (P. altus, P. longus, C.clarki, C. firmisquamis, C. suborbitalis, C. lepturus) указаны только для вод Берингова моря и являются, повидимому, автохтонами этого водоема.

Очевидно, что основу собственно глубоководной ихтиофауны Берингова моря — 23 вида из 29 — составляет обедненная фауна глубин прилежащих северных частей Тихого океана; в составе ее имеются шесть видов азиатского происхождения и четыре вида американского происхождения. К этой основе прибавляются шесть видов, сформировавшихся в самом Беринговом море.

Таким образом, глубоководная ихтиофауна Японского моря (рис. 1), с одной стороны, и Охотского и Берингова морей (рис. 2), с другой стороны, не имеют друг с другом ничего общего. Первая представлена немногими видами из богатой глубоководной ихтиофауны тихоокеанских вод Японии, вторая — совершенно иными видами, происходящими из глубин северной части Тихого океана. При этом собственно глубоководная ихтиофауна Охотского моря гораздо беднее ихтиофауны Берингова моря.

Совершенно иначе обстоит дело с вторично-глубоководной ихтиофауной дальневосточных морей, принадлежащей не к океаническим, а к преимущественно прибрежным семействам — Zoarcidae, Scorpaenidae, Cottidae, Cyclopteridae и Liparidae. По подсчетам П. Ю. Шмидта (1950), наиболее развита вторично-глубоководная ихтиофауна в Охотском море. Здесь она представлена 44 видами (по новейшим данным, их несколько больше), более чем в 3,5 раза превышая по числу видов собственно глубоководную ихтиофауну. Далее следует Берингово море, в котором насчитывается 27 вторично-глубоководных видов, в том числе 10 общих с Охотским морем. Наименьшую вторично-глубоководную ихтиофауну — всего 14 видов (в числе которых 10 собственно охотских) — имеет Японское море.

Сопоставление всего изложенного позволяет придти к определенным заключениям о происхождении и формировании глубоководной ихтиофауны дальневосточных морей.

Очевидно, что заселение рыбами глубин дальневосточных морей происходило в разное время и из разных источников: состав глубоководной ихтиофауны отражает историю возникновения глубин и характер связей этих глубин с глубинами океана.

Несомненно, раньше всего заселились древнеглубоководной ихтиофауной глубины Берингова моря: здесь она богаче, чем в остальных дальневосточных морях, и в составе ее имеются автохтонные виды. Широкая связь этого водоема с океаном через проливы Алеутской гряды способствовала и способствует его заселению как из северо-западной, так и из северо-восточной частей Тихого океана; эти районы океана явились основным источником происхождения глубоководной ихтиофауны Берингова моря.

Глубины Охотского моря заселились древнеглубоководной ихтиофауной, несомненно, значительно позже, чем в Беринговом море. Здесь нет автохтонных древнеглубоководных видов — древнеглубоководная ихтиофауна Охотского моря произошла, повидимому, как от беринговоморской, вселявшейся в этот водоем через воды восточной

Камчатки и Курильских проливов, так и частично — непосредственно из вод Курило-Камчатской впадины. Связь глубин Охотского моря и прилежащей части океана, обеспечившая возможность вселения древнеглубоководной ихтиофауны, установилась, очевидно, много позже образования глубин Охотского моря. До наступления этой связи в Охотском море уже успела выработаться своя, богатая вторично-глубоководная ихтиофауна, заселившая его глубины и, возможно, препятствующая широкому вселению сюда древнеглубоководных видов из океана.

Позже всего заселились глубины Японского моря. Образование их произошло геологически совсем недавно — всего два-три десятка тысяч лет тому назад (Криштофович, 1932; Jabe, 1929). Ихтиофауна их наиболее бедна, будучи представлена очень небольшим количеством видов собственно глубоководных и вторично-глубоководных рыб.

Замечательно различие источников происхождения этих фаун. Собственно глубоководные виды вселяются в Японское море из тихоокеанских вод Японии, резко отличных по фауне от вод северной части Тихого океана и особенно Охотского и Берингова морей. Вторично глубоководные виды, напротив, вселяются в Японское море преимущественно из вод Охотского моря. Как показано предшествующими работами (Дерюгин, 1939; Ушаков, 1950), глубины Японского моря представляют собой псевдоабиссаль, не имеющую собственной абиссальной фауны.

Рассмотрение глубоководной ихтиофауны дальневосточных морей позволяет также уточнить общее представление о двух основных компонентах мировой глубоководной ихтиофауны в целом, особенно детально разобранное А. П. Андрияшевым (1939, 1953). А. П. Андрияшев (1953) делит ихтиофауну глубин на две группы: древнеглубоководную и вторично-глубоководную. Семейства и отряды первой группы являются типичными обитателями значительных глубин Мирового океана. Большинство их имеет весьма широкое распространение в Мировом океане, глубоко специализовано к жизни на глубинах и относится к низшим филогенетическим группам костистых рыб, от сельдеобразных до трескообразных. Последнее «...дает основание предполагать сравнительно большую древность их перехода к жизни на глубинах...» (Андрияшев, 1953, стр. 59), и именно данная черта отражена в наименовании этой группы рыб «древнеглубоководными».

«Вторично-глубоководные формы принадлежат к обычным семействам континентальной ступени, лишь отдельные представители которых приспособились к жизни на глубинах» (Андрияшев, 1953, стр. 60). Они имеют довольно ограниченное распространение в Мировом океане, характеризуя преимущественно местные глубинные фауны; большинство их относится к филогенетически молодым группам костистых рыб (преимущественно к колючеперым) и не имеет черт строгой специализации к глубоководному образу жизни.

Приведенная выше превосходная характеристика, данная А. П. Андрияшевым двум группам глубоководной ихтиофауны, совершенно четко их разделяет. Однако в названии этих двух групп правильнее было бы отразить не время их образования, а более основную черту различия — преимущественную приуроченность к Мировому океану или к материковой отмели. Именно это различие особенно четко выступает при изучении глубоководной ихтиофауны дальневосточных морей: развитие «древнеглубоководной» фауны отчетливо отражает объем связей глубин этих морей с глубинами океана. Наиболее широко связанное с океаном в настоящее время и в своей истории Берингово море имеет и наиболее богатую «древнеглубоководную» ихтиофауну, наименее связанное Японское море — наименьшую. «Вто-

ричио-глубоководная» ихтиофауна дальневосточных морей наиболее развита в Охотском море, глубины которого долго были обособлены от океанических.

Кроме того, рассмотрение группы «древнеглубоководных» рыб показывает, что в составе ее имеются не только формы из низших филогенетических групп, но также из филогенетически поздно сформировавшихся групп, каковы, например, Icosteiformes и Ceratioidei (Lophiiformes).

Процесс заселения глубин ихтиофауной происходит, повидимому, в течение всей истории рыб, и глубокая специализация к жизни в глубинах может быть свойственна формам как филогенетически древних, так и филогенетически молодых групп.

Основным различием двух групп глубоководной ихтиофауны, отчетливо охарактеризованных А. П. Андрияшевым, является прежде всего не филогенетический возраст этих групп, а их преимущественное происхождение и приуроченность к глубинам Мирового океана или отдельных морей.

Целесообразно поэтому изменить наименования этих групп соответствующим образом, различая «океаническо-глубоководные» (вместо «древнеглубоководные или истинно глубоководные») и «прибрежно-глубоководные» (вместо «вторично-глубоководные»). Даваемая А. П. Андрияшевым характеристика этих групп при этом полностью сохраняется.

Из костистых рыб к группе океаническо-глубоководных принадлежат полностью: 1) восемь отрядов: Bathyclupeiformes, Ateleopiformes, Giganturiformes, Saccopharyngiformes, Halosauriformes, Notacanthiformes, Macruriformes, Icosteiformes; 2) подотряды: Stomiatoidei, Opisthoproctoidei, Anotopteroidei[2] из отряда Clupeiformes, Nemichthyoidei — из Anguilliformes, Ceratioidei — из Lophiiformes; 3) семейства: Alepocephalidae, Dolichopterygidae, Argentinidae, Bathylagidae, Microstomidae, Xenophthalmichthyidae — из Clupeiformes, Scopelarchidae, Evermannellidae, Sudidae, Omosudidae, Alepisauridae, Scopelidae, Cetomimidae — из Scopeliformes, Derichthyidae, Simenchelyidae, Nettastomidae, Ilyophidae, Disommidae, Synaphobranchidae — из Anguilliformes, Moridae — из Gadiformes, Melamphaidae — из Beryciformes, Owstoniidae и Brotulidae (?) — из Perciformes, Chaunacidae и Oncocephalidae — из Lophiiformes. При этом Moridae, как указано выше, по существу являются переходными к океаническо-глубоководным, обитая вдоль нижней зоны свала материковой отмели; Brotulidae, по Дж. Норману (Norman, 1939), содержат как группы океанических родов [Neobythites (?), Monomitopus, Dicrolene, Bassogigas, Bassozetus и др.], так и чисто прибрежных (Lucifuga, Nematobrotula, Stygicola, Pseudobythites и др.) и сомнительно океанических (Dinematichthys, Brosmophycis, Brotula, Sirembo, Hoplobrotula).

Выводы

1. Древнеглубоководная, или океаническо-глубоководная, ихтиофауна дальневосточных морей СССР различно представлена в этих морях. Богаче всего она в Беринговом море, откуда известны 29 видов; 12 видов имеется в Охотском море, восемь видов — в Японском море.

2. Источником океаническо-глубоководной ихтиофауны Берингова и Охотского морей является богатая фауна прилежащих глубин се-

---

[2] Ч. Хэббс, Г. Мид и Н. Вилимовский (Hubbs, Mead a. Wilimovsky, 1953) считают эту группу промежуточной между Sudidae и Alepisauridae, относя ее тем самым к отряду Scopeliformes.

верной (преимущественно северо-западной) части Тихого океана; источником океаническо-глубоководной ихтиофауны Японского моря — фауна глубин Тихоокеанского побережья Японии.

3. Состав океаническо-глубоководной ихтиофауны и соотношения ее с прибрежно-глубоководной (или вторично-глубоководной) фауной отражают историю и связи глубин дальневосточных морей. Замечательна полная разобщенность океаническо-глубоководной ихтиофауны Берингова и Охотского морей, с одной стороны, и Японского моря — с другой. В то же время вторично-глубоководная (прибрежно-глубоководная) ихтиофауна Японского моря тесно связана с таковой Охотского моря.

4. Сопоставляя состав океаническо-глубоководной ихтиофауны дальневосточных морей, можно видеть, что прежде других сформировалась глубоководная ихтиофауна Берингова моря, в составе которой имеются и автохтонные виды. Океаническо-глубоководная фауна Охотского моря представляет собой в основном обедненную беринговоморскую фауну. Позже всего, геологически очень недавно, началось заселение глубин Японского моря, продолжающееся и в настоящее время.

5. Основным различием двух групп, из которых состоит глубоководная ихтиофауна вообще, является не филогенетический возраст, а место формирования — в глубинах океана или у берегов. Целесообразно поэтому изменить принятые названия этих групп на «океаническо-глубоководная» (вместо «древнеглубоководная») и «прибрежно-глубоководная» (вместо «вторично-глубоководная)».

Литература

Андрияшев А. П., 1935. Новые данные о глубоководных рыбах Берингова моря, ДАН СССР, т. II (XI), № 1—2. — 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод, изд. Ленингр. гос. ун-та. — 1952. О нахождении двух видов рыб рода Lampanyctus Bonap. у берегов Камчатки, Иссл. дальневост. морей СССР, III, Изд-во АН СССР. — 1953. Древнеглубоководные и вторично-глубоководные формы рыб и их значение для зоогеографического анализа, Очерки по общ. вопр. ихтиол., Изд-во АН СССР.

Дерюгин К. М., 1935. Работы тихоокеанской экспедиции Государственного Гидрологического института в 1933 г., Иссл. морей СССР, 22. — 1939. Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море), Сб., посвящен. Н. М. Книповичу.

Зенкевич Л. А., 1954. Значение исследования глубин океана. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 12.

Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А., Беляев Г. М., 1954. Изучение фауны Курило-Камчатской впадины, Природа, № 2.

Криштофович А. Н., 1932. Геологический обзор стран Дальнего Востока, изд. Центр. иссл. геол.-развед. ин-та, М.

Куликова Е. Б., 1954. Светящийся анчоус Охотского моря — Lampanyctus nannochir laticauda Kulikova, sp. n., Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 11.

Линдберг Г. У., 1937. Фауна рыб Японского моря и история ее происхождения, Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук. — 1947. Предварительный список рыб Японского моря. Изв. Тихоокеанск. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., 25. — 1953. Закономерности распространения рыб и геологическая история дальневосточных морей, Очерки по общ. вопр. ихтиол., Изд-во АН СССР.

Мухачева В. А., 1954. Многочисленная глубоководная рыба дальневосточных морей — циклотона — Cyclothone microdon (Günth). Тр. Ин-та океанол. АН СССР 11.

Полутов И. А., 1954. Теплолюбивые рыбы у берегов Камчатки, Природа, № 3.

Расс Т. С., 1950. Новая глубоководная рыба Тихого океана — Gonostoma vitiazi Rass, sp. n. (Pisces, Gonostomidae). ДАН, СССР, т. 74, № 5. — 1953. Глубоководные рыбы дальневосточных морей, Природа, № 2. — 1954. К познанию тихоокеанских Moridae. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 11. — 1954а. Глубоководные рыбы Курило-Камчатской впадины, там же, 12.

Удинцев Г. Б., 1954. Рельеф Курило-Камчатской впадины, Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 12.

Ушаков П. В., 1950. Абиссальная фауна Охотского моря, ДАН СССР, т. 71, № 5.

Шмидт П. Ю., 1938. Три новые глубоководные рыбы из Охотского моря, ДАН СССР, т. 19, № 8. — 1948. Рыбы Тихого океана, Пищепромиздат, М. — 1950. Рыбы Охотского моря, Изд-во АН СССР.

Barraclough W. E., 1950. An inshore record of the bathypelagic fish, Chauliodus macouni Bean, from British Columbia, Copeia, No. 3.

Evermann B. W. a. Goldsborough E. L., 1907. The fishes of Alaska, Bull. Bureau of Fish., 26 (No. 606).

Clemens W. A. a. Wilby G. V., 1946. Fishes of the Pacific Coast of Canada. Bull. Fish. Res. Board of Canada, 68.

Gilbert Ch. H. a. Burke Ch. V., 1912. Fishes of Bering Sea and Kamchatka. Bull. Bureau Fish., 30.

Haneda Y., 1951. Luminescence of some deep-sea fishes of the families Gadidae and Macrouridae, Pacif. Sci., V (3).

Hill Th. a. Townsend Ch. H., 1896. Diagnoses of new species of fishes found in Bering sea, Proc. Biol. Soc. Washington, XI.

Hubbs C. L., Mead G. W. a. Wilimovsky N. J., 1953. The widespread, probably antitropical distribution and the relationship of the bathypelagic Iniomous fish Anotopterus pharao, Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univer. California, 6 (5).

Jordan D. S. a. Evermann B. W., 1896—1900. Fishes of North and Middle America, Bull. U. S. Nat. Mus., 47.

Jordan D. S. a. Gilbert Ch. H., 1899. The fishes of Bering Sea. The fur-seals and fur-seals Islands of the North Pacific Ocean, pt. III.

Katayama M., 1942. A new тacrouroid fish from the Japan sea, Dobutugaku Lassi, 54 (8).

Norman J. R., 1939. Fishes, The John Murray Expedition 1933—34, Scient. Rep., 7 (1).

Okada Y. a. Matsubara K., 1938. Keys to the fishes and fish-like animals of Japan, Tokyo a. Osaka.

Schultz L. P. a. De Lacy A. C., 1935—1936. Fishes of American Northwest, J. Pan. Pacif. Res. Inst., X (4); Mid-Pacific Magazine.

Yabe H., 1928. The latest land connection of the Japanese Islands to the Asiatic Continent, Proc. Imp. Acad. Tokyo, 5 (4).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ СИГОВ, АККЛИМАТИЗИРУЕМЫХ В ВОДОЕМАХ ВОСТОКА УКРАИНЫ

Г. Л. ШКОРБАТОВ

Биологический факультет Харьковского государственного университета им. А. М. Горького

Акклиматизация рыб как один из путей повышения рыбопродуктивности водоемов и улучшения качества рыбной продукции принимает в нашей стране все более широкие размеры и организованные формы.

Среди самых разнообразных акклиматизационных мероприятий большой интерес представляет продвижение на юг северных видов рыб. Как показал накопленный уже опыт, северные рыбы в более южных широтах быстрее растут и раньше достигают половозрелого состояния; при этом они способны развиваться и питаться при более низких температурах, нежели местные, южные формы. Так, осенне зимний нерест и способность к развитию при низких температурах обеспечивают сиговым рыбам приблизительно 2 месячный выигрыш во времени по сравнению с карповыми, нерестящимися в мае июне. В осенне зимний период сиги также продолжают питаться и находиться в состоянии активной жизнедеятельности при тех температурах, при которых местные, южные рыбы впадают в оцепенение.

В результате сиги, акклиматизированные на Украине, растут и становятся половозрелыми значительно быстрее, чем у себя на родине. Так, если чудской сиг в Чудском озере приступает к икрометанию только на 5 м году, то под Киевом, в прудах Института прудового и озерно речного рыбного хозяйства, где впервые на Украине создан сиговой рыбоводный пункт (Носаль, 1954), эта форма созревает уже на 2 м году жизни. Аналогичные данные приводятся для акклиматизированного в оз. Севан сига лудоги (П. И. Павлов, 1947).

Результаты акклиматизации сиговых рыб на Урале (Подлесный, 1939), в Красноярском крае (Иогансен, 1946; Иогансен и Башмаков, 1952; Башмаков, 1953), в Закавказье (П. И. Павлов, 1947), на Правобережье Украины (Носаль, 1954), а также работы, начатые на востоке Украины (Харьковский университет), на юго-востоке УССР (Мельников, 1952) и в Молдавии (Грималевский и Позняков, 1953), указывают на высокую приспособительную пластичность этих рыб и вызывают большой интерес к характеру наступающих при этом изменений как с рыбохозяйственной, так и с теоретической точки зрения.

Сиги, как известно, представляют собой богатый видами род, а среди них обыкновенный сиг (Coregonus lavaretus L.) — вид чрез-

вычайно полиморфный, распространенный от Центральной Европы до Восточной Азии и образующий чуть ли не в каждом водоеме, где он обитает, свою особую форму, отличающуюся морфологическими и биологическими особенностями.

Подобные факты говорят о высоких приспособительных возможностях сигов; изменения морфологических признаков, наступающие у сигов в процессе акклиматизации (Иоганзен и Башмаков, 1952), подтверждают это положение.

Морфологические изменения сигов, безусловно, связаны с их физиологической пластичностью, проявление которой мы видим уже в более раннем половом созревании сигов, акклиматизируемых в южных районах, а также в их высокой пищевой пластичности (Иоганзен и Башмаков, 1952). Безусловно, физиологическая пластичность сигов не ограничивается указанными особенностями, а имеет более широкое значение, и изучение ее весьма важно для успешного проведения акклиматизации этих ценных промысловых рыб.

Особенный интерес представляет отношение сигов к тем факторам среды, которые могут быть лимитирующими при выращивании их в условиях более южных районов. Такими факторами являются в первую очередь содержание кислорода и температурные условия. Исследованию отношения акклиматизируемых сигов к этим условиям среды и посвящена настоящая работа.

Материалы и методика

Объектами наших исследований были мальки и молодь акклиматизируемого в водоемах Харьковской области чудского сига (Coregonus lavaretus maraenoides Poliakow) и сига-лудоги (C. lavaretus ludoga Poliakow), а в качестве объектов для сравнения — сеголетки карпа, сазана (Cyprinus carpio L.) и в меньшей мере — молодь стерляди (Acipenser ruthenus L.). Среди последних обращают на себя внимание данные, полученные на карпах, так как выращивание акклиматизируемых сигов велось (и в дальнейшем будет проводиться) в карповых прудах и, следовательно, учет, эколого-физиологических особенностей карпов, выращиваемых в этих прудах, нужен для сравнения.

Исходя из указанных выше соображений, показателями, по которым велись исследования, были избраны: 1) интенсивность потребления кислорода, 2) критическая (пороговая) концентрация кислорода, 3) предпочитаемые температуры, 4) критическая температура (температура, при которой наступает тепловой шок).

Интенсивность потребления кислорода определялась в аппаратах типа Крога с респираторами объмом в 500, 1000 и 3600 см³. Определение велось обычно одновременно на 2—3 экз. рыб. Продолжительность опыта была от 1 до 2 час. Опыт начинался не сразу после помещения рыб в респиратор, а спустя некоторое время, когда рыбы приходили в спокойное состояние. Перед опытом рыбы в течение суток не получали корма и выдерживались не менее суток при той температуре, при которой велся опыт.

Кислородный порог определялся в герметически закрытых респираторах, помещенных в водяной термостат. Наступление асфиксии (удушья) учитывалось по прекращению движений тела и остановке дыхательных движений. После этого из респиратора бралась проба воды для определения количества растворенного кислорода. Объем воды, необходимый для взятия пробы, вытеснялся из респиратора без нарушения его герметичности, путем накачивания воздуха в резиновый баллон, вмонтированный в респиратор.

Определение предпочитаемых температур велось в термоградиент-приборе типа Гертера, приспособленном для водных объектов. В металлический ящик длиной в 180 см и шириной в 30 см, укрепленный на толстой алюминиевой пластине, наливалась вода слоем в 3—4 см. Пластина с одной стороны нагревалась электроплиткой, с другой стороны охлаждалась льдом. В водном слое в течение 1—1,5 час. поддерживался градиент температуры от 8 до 25°.

Критическая температура определялась в аквариуме, в который постепенно сифоном добавлялась нагретая вода; при этом скорость поднятия температуры была 1° в 10 мин. Для устранения влияния недостатка кислорода в нагретой воде аквариум с рыбами непрерывно аэрировался продуванием воздуха через распылитель. Благодаря этому содержание кислорода во время опыта не снижалось ниже 7 мг/л.

Потребление кислорода

Первые серии опытов по потреблению кислорода были проведены с мальками чудского сига и сига-лудоги, выведенными из икры, доставленной с Волховского рыбоводного завода в марте 1953 г.

Мальки содержались в аквариумах с различным температурным и кислородным режимом: I серия — при температуре в 16—23° с содержанием кислорода 4—7 мг/л, II серия — при температуре в 12—16° с содержанием кислорода 7—10 мг/л.

Кормом мальков в обеих сериях служили инфузории, науплиусы и копеподиты циклопов, а позже — взрослые циклопы. После 2-месячного содержания в указанных условиях было проведено определение интенсивности потребления кислорода, результаты которого даны в табл. 1.

Таблица 1

Потребление кислорода мальками чудского сига в возрасте 70 дней при температуре в 20° (на 1 кг веса тела в 1 час)

Число	Средн. вес 1 экз. в г	Потребление O_2 в мг на кг/час
I серия		
13	0,80	696
11	0,56	763
10	0,60	800
13	0,81	804
Среднее	—	765,7
II серия		
20	0,27	991
20	0,28	758
Среднее	—	874,5

Повышение интенсивности дыхания мальков II серии можно было бы объяснить кислородными условиями их содержания, но это явление скорее следует отнести за счет различия в размерах подопытных рыб, так как мальки, содержавшиеся при более низких температурах (II серия), несмотря на сходные условия питания, значительно отстали в росте, а, как известно, особи рыб меньших размеров потребляют на единицу веса больше кислорода, чем крупные.

Вообще же потребление кислорода мальками сигов в этом возрасте высоко и достигает почти 1000 мг на 1 кг в час, что необходимо учитывать при выращивании акклиматизируемых сигов в производственных условиях.

В других сериях опытов интенсивность дыхания сигов сравнивалась после более длительного содержания в различных условиях среды. В этих опытах часть мальков чудского сига была помещена в выростной пруд колхоза им. Ленина Нововодолажского района Харьковской области, где содержалась совместно с мальками карпа. Пруд имел площадь в 5 га, наибольшую глубину — 1,5 м, дно было сильно заилено. Температура у поверхности поднималась до 29°; содержание кислорода у поверхности, по данным анализов, не спускалась ниже 8,5 мл/л, но надо полагать, что ночью, особенно в период цветения пруда синезелеными водорослями (август), было значительно ниже, так как в это время наблюдались признаки заморных явлений. Вследствие густой посадки карпа кормовая база пруда была сильно обеднена, что отразилось на росте сигов. Несмотря на эти явно неблагоприятные для акклиматизируемых рыб условия, сколько нибудь значительного отхода сигов в летний период не наблюдалось, и осенью для проведения дальнейших опытов было отловлено более 30 вполне жизнеспособных особей весом по 12—13 г.

Другая часть подопытных сигов содержалась в бассейне, где температура поддерживалась не выше 17°, а насыщение кислорода —

не ниже 7 мг/л. Кормом сигам служили циклопы, дафнии и личинки хирономид. После 5-месячного содержания в этих условиях вес сигов оказался близким к весу особей из пруда и составлял 12—14 г.

С 6-месячными сигами, выращенными в пруду и в бассейне, были проведены опыты по определению интенсивности дыхания, результаты которых помещены в табл. 2.

Таблица 2

Потребление кислорода молодью чудского сига

№ опыта	Число экз.	Средн. вес 1 экз. в г	Т-ра в °С	Потребление O_2 в мг на кг/час
Молодь из пруда				
1	2	12,9	17	263
2	3	12,2	17	299
3	2	12,9	17	260
4	2	12,7	17	273
5	2	10,7	17	302
6	2	12,7	17	261
Среднее	—	—	—	276,3
7	2	10,7	20	288
8	2	12,7	20	289
9	2	12,5	20	294
Среднее	—	—	—	290,3
Молодь из бассейна				
1	3	12,0	17	390
2	3	7,9	17	412
3	3	12,0	17	329
4	3	12,1	17	323
5	2	13,4	17	304
6	2	14,1	17	465
Среднее	—	—	—	370,5
7	3	12,1	20	355
8	3	8,9	20	451
9	3	11,8	20	406
10	3	11,8	20	347
Среднее	—	—	—	389,7

Сравнивая приведенные данные, мы видим, что различия в потреблении кислорода на этот раз носят устойчивый и закономерный характер: сиги из пруда потребляли в среднем 276—290 мг O_2 на 1 кг веса в час, а выращенные в бассейне — 370—389 мг. Из этого можно заключить, что на изменение температурных и кислородных условий среды молодь сигов реагирует изменением интенсивности окислительных процессов, повышая ее в более благоприятных условиях.

Следовательно, соответствующими условиями выращивания даже в течение сравнительно небольшого периода (в наших опытах — 5 месяцев) можно изменить такой важный и имеющий практическое значение признак сигов, как интенсивность процессов дыхания.

В связи с предполагаемым внедрением акклиматизируемых на Украине сигов в прудовые карповые хозяйства представляет несомненный интерес сравнить интенсивность дыхания сигов и карпов, выращенных в одинаковых условиях. Результаты опытов с сеголетками карпа из того же пруда, где выращивались сиги, приведены в табл. 3, где помещены данные для карпов приблизительно одинакового с сигами веса.

Таблица 3

Потребление кислорода сеголетками карпа из пруда (при температуре 20°)

№ опыта	Раса карпа	Число экз.	Вес 1 экз. в г	Потребл. O_2 в мг на кг/час
1	Чешуйчатый	2	14	194
2	»	2	12	192
3	Зеркальный	2	10	220
4	»	2	8	260
Среднее		—	—	217,3

Сравнивая эти результаты с данными по дыханию чудского сига (табл. 2, опыты № 7, 8, 9), видим, что потребление кислорода у молоди карпа несколько ниже, чем у сигов, и, следовательно, карп может довольствоваться меньшим содержанием кислорода в воде. Но если учесть, что карпы, выращиваемые в данных условиях в течение многих поколений, хорошо адаптировали свои потребности в кислороде к содержанию его в пруду, а сиги только впервые оказались в этих условиях и смогли существовать в них, то можно говорить о благоприятных перспективах приспособления акклиматизируемых сигов к новым для них условиям.

Интересно отметить, что изменчивость интенсивности окислительных процессов, которую мы наблюдали у сигов, характерна и для других рыб. Так, согласно нашим опытам, сеголетки сазана, взятые из реки, потребляли при 20° в среднем 401 мг O_2 на 1 кг веса в час, а выращенные в непроточном водоеме — только 207 мг. Сеголетки зеркального карпа, выращенные в проточном водоеме, потребляли 386 мг кислорода, а прудовые при тех же условиях — всего 242 мг.

Аналогичные данные получены и для стерляди. Сеголетки этой рыбы содержались в следующих условиях: I серия — при температуре в 8—10° с содержанием кислорода 10 — 12 мг/л, II серия — при температуре в 15—18° с содержанием кислорода 4—8 мг/л.

Различия в потреблении кислорода проявились уже через 2 месяца, но были еще сравнительно невелики: стерляди I серии потребляли при 17° в среднем 330 мг O_2 на кг/час, стерляди II серии потребляли при 17° в среднем 303 мг O_2 на кг/час.

Приведенные сравнительные данные потребления кислорода чудским сигом, сазаном, зеркальным карпом и стерлядью позволяют утверждать, что для самых различных бентосоядных рыб характерным свойством является способность относительно быстро изменять интенсивность окислительных процессов в зависимости от условий среды, что можно расценивать как приспособление к колеблющимся кислородным условиям придонной зоны водоемов, с которой связаны бентосоядные рыбы.

Критическая (пороговая) концентрация кислорода

Под критической, или пороговой, концентрацией кислорода понимается то минимальное количество растворенного в воде кислорода, при котором наступает удушье рыб.

Определение пороговой концентрации кислорода в данном случае представляет особый интерес, так как по ней можно судить о способности сигов переносить недостаток кислорода, часто наблюдаемый (особенно в зимнее время) в водоемах, предназначенных для выращивания этих рыб.

В связи с тем, что критическая концентрация кислорода для рыб изменяется в зависимости от возраста (Привольнев, 1947; Григорьева, 1953) и времени года (Привольнев и Королева, 1953), нами этот признак исследовался на молоди разного возраста, подвергавшейся воздействию сезонных изменений температуры. В этих опытах нами определялось также то содержание кислорода в воде, при котором появляются признаки кислородного голодания: всплывание на поверхность (поверхностный рефлекс) и следующая за этим потеря равновесия. В отличие от критической точки содержание кислорода, при котором наступала потеря равновесия, мы назвали концентрацией угнетения, или точкой угнетения.

Результаты опытов по определению кислородных границ молоди сигов в возрасте от 35 до 280 дней приведены в табл. 4.

Таблица 4

Кислородные границы молоди сигов

Форма сига	Число экз.	Возраст в днях	Т-ра среды в °С и месяц	Т-ра опыта в °С	Концентрация O_2 в мг/л	
					угнетение	порог
Чудской	6	35	16—17, май	16,0	3,9	—
„	6	35	То же	16,0	4,3	—
„	6	43	„ „	17,0	3,5	—
„	6	43	„ „	17,0	—	2,89
„	6	43	„ „	17,0	4,2	—
„	6	43	„ „	17,0	—	2,90
„	6	43	„ „	17,0	—	2,47
Чудской	3	85	20—24, июль	22,5	—	1,8
„	3	85	То же	22,5	—	1,92
Лудога	3	87	„ „	20,0	—	2,12
„	3	87	„ „	20,0	—	2,09
„	3	87	„ „	20,0	—	2,21
Чудской	3	87	„ „	20,0	2,7	—
Чудской	3	205	10—12, октябрь	20,0	2,7	—
„	3	205	То же	20,0	—	2,0
Чудской	2	280	3—4, январь	17,0	2,7	1,50
„	2	280	То же	17,0	—	1,57
„	2	280	„ „	17,0	2,38	1,60

Как общую закономерность можно отметить повышение с возрастом стойкости к недостатку кислорода: так, критическая концентрация кислорода для подопытных рыб постепенно снижалась от 2,9 до 1,5 мг/л, а точка угнетения — от 4,3 до 2,38 мг/л.

Надо полагать, что, кроме возрастных особенностей, среди которых главную роль, очевидно, играет развитие жаберного аппарата

и увеличение количества гемоглобина в крови, на кислородные границы сигов влияют сезонные изменения условий среды. Так, значительное снижение критической точки в январских опытах говорит о повышении стойкости сигов к недостатку кислорода в зимний период, что согласуется с данными аналогичных опытов, проведенных Т. И. Привольневым и Н. В. Королевой (1953) на других видах рыб.

В связи с задачами акклиматизации представляет интерес сравнить критическую концентрацию кислорода для сигов и карпов, как мы это делали в отношении потребления кислорода. Приведенные определения критической точки для молоди различных рас прудового карпа показали, что асфиксия при 24° у них наступает при концентрации кислорода 0,82—0,55 мг/л и колеблется в зависимости от условий, в которых содержались рыбы.

Следовательно, если по потреблению кислорода сиги мало отличались от карпов, то в отношении переносимого минимума кислорода различия оказались более существенными: критическая концентрация кислорода для карпов в два-три раза ниже, чем для сигов.

Эти данные подтверждают мнение В. А. Павлова (1949) о том, что интенсивность обмена у сигов не столь велика и высокое содержание кислорода в окружающей среде им нужно ввиду малого сродства гемоглобина сигов к кислороду, благодаря чему кровь их эффективно выполняет роль переносчика кислорода только при высоком напряжении его в воде. Однако это свойство крови сигов нельзя считать неизменным качеством и непреодолимым препятствием для акклиматизации этих высокоценных рыб в более южных широтах, тем более, что по другим свойствам крови сиги обнаруживают сходство с теплолюбивым и неприхотливым к кислороду линем (В. А. Павлов, 1949). Отсюда возникает задача — в процессе акклиматизации сигов в карповых прудах выработать у них способность нормально существовать при меньшем напряжении кислорода в окружающей среде, т. е. понизить их кислородный порог.

Нет никаких оснований полагать, что сиг в этом отношении будет менее пластичен, чем рыбец, у которого, по данным М. Б. Григорьевой (1953), кислородный порог изменяется в зависимости от условий выращивания: мальки рыбца из реки погибали при содержании кислорода 0,70 мг/л, из неудобряемого пруда — при 0,60 мг/л, а из удобряемого пруда — при 0,476 мг/л.

Температурные границы жизни

Температурные условия водоемов являются для акклиматизируемых сигов одним из основных лимитирующих факторов среды. Повышение температуры влияет на этих рыб как непосредственно, так и косвенно — через уменьшение растворенного в воде кислорода.

В наших опытах мы старались исключить косвенное воздействие температуры путем поддержания нормального для дыхания содержания кислорода (не ниже 7 мг/л). Результаты подобных опытов в очень большой степени зависят от скорости изменения температуры, сиги же оказались особенно чувствительными к таким колебаниям. Так, молодь чудского сига при перенесении ее из воды с температурой в 13—14° в воду с температурой в 20° впадает в тепловое оцепенение, в то время как при постепенном изменении (в наших опытах со скоростью 1° в 10 мин.) она переносит значительно более высокие температуры (табл. 5).

Суммируя приведенные в табл. 5 данные, можно сказать, что молодь обоих подвидов сига начинает проявлять признаки беспокойства между 25 и 29°, а шоковые температуры колеблются в пределах от 28,2 до 31,3°. Колебания эти определяются, очевидно, как возрастными, так и сезонными особенностями. Наибольшую стойкость к высоким температурам сиги обнаруживали в летнее время, когда шоковые температуры поднимались до 31,3°, а в осенних и особенно зимних опытах теплостойкость их снижалась до 28—29,5°.

Таблица 5

Температурные границы жизни молоди сигов

Форма сига	Время исследования	Возраст в днях	Число экз.	Средн. т-ры в °С, вызывающие	
				беспокойство	шок
Чудской	Апрель	5	15	28,0	28,6
„	„	10	25	29,0	29,5
Ладога	„	10	12	28,0	29,5
Чудской	„	25	5	28,0	29,5
Чудской	Июль	90	8	28,0	30,0
„	„	90	6	28,0	30,0
„	„	90	4	28,0	31,3
„	„	90	5	—	30,8
Ладога	„	90	4	28,0	30,3
„	„	90	4	28,0	30,0
Чудской	Октябрь	210	2	26,0	29,0
„	„	210	2	25,0	29,0
„	„	210	3	25,0	30,0
„	„	210	3	26,0	29,0
Чудской	Январь	280	2	26,0	29,5
„	„	280	2	26,0	28,2
„	„	280	2	25,0	29,0
„	„	280	2	—	28,0

Обращает на себя внимание также увеличение с возрастом температурного интервала между проявлением признаков беспокойства и наступлением шока. Так, у личинок в возрасте до 1 месяца этот интервал не превышает 1,5°, а у 7—9-месячной молоди он достигает 4—5°.

Для получения сравнительных данных были приведены аналогичные опыты на сеголетках различных рас культурного карпа, результаты которых сведены в табл. 6.

Таблица 6

Температурные границы жизни молоди карпа

Раса карпа	Возраст в днях	Число экз.	Средн. т-ры в °С, вызывающие	
			беспокойство	шок
Рамчатый	180	5	31,1	35,1
Чешуйчатый	200	14	31,3	36,2
Зеркальный	180	6	30,7	36,3

При сопоставлении температурных границ жизни молоди сигов и карпов мы обнаруживаем существенные различия: при шоковых температурах сигов карпы только начинают проявлять признаки беспокойства, а шоковые температуры у них на 6—7° превышают таковые у сигов.

Надо полагать, что в процессе акклиматизации эти различия постепенно уменьшатся, но с ними необходимо считаться, особенно на первых этапах работы.

При выращивании сигов в прудах нужно учитывать, что летний прогрев поверхностных слоев воды в прудах бывает до 30° и более (в средних и южных районах УССР).

Следовательно, для выращивания сигов желательно использовать более глубокие пруды, где в придонной зоне рыбы могут укрыться от перегрева: наиболее благоприятными в этом отношении окажутся пруды с родниковым питанием. Большую осторожность нужно проявлять при выдерживании мальков сигов в нерестовых прудах, так как благодаря их малой глубине они уже в мае могут сильно прогреваться.

Предпочитаемые температуры

Определение предпочитаемых температур сигов велось только на особях в возрасте около 1 месяца, и хотя подопытные личинки содержались в течение месяца при различных температурах, этого срока оказалось недостаточно, чтобы условия содержания сказались на их поведении. Все подопытные особи при помещении их в термоградиент-прибор избирали температуры между 14 и 17° вне зависимости от условий содержания (табл. 7). Очевидно, что для изменения предпочитаемых рыбами температур требуется значительно большее время.

Об этом же говорят наши опыты со стерлядями, которые в течение 4 месяцев содержались при температуре ниже 10°, но при помещении в термоградиент (от 8 до 21°) довольно четко избирали участок между 16 и 18° (табл. 7).

Таблица 7

Предпочитаемые температуры мальков сига и молоди стерляди

Объект	Возраст в днях	Число экз.	Т-ра содержания в °С	Градиент т-ры	Предпочитаемая т-ра в °С
Сиг чудской	25	10	15	10—26	14,0—15,0
» »	30	10	9—10	10—26	14,0—15,0
» »	25	9	9—10	9—28	14,0—16,0
Сиг-лудога	25	10	15—16	9—24	15,0—17,0
Стерлядь	280	3	7—8	8—21	16,0—18,0
»	280	3	7—8	8—21	16,0—18,0
»	280	3	7—8	8—20	17,0—17,5
»	280	3	7—8	10—21	17,5—19,0

Интересно отметить, что изученные в наших опытах предпочитаемые температуры сигов приблизительно соответствуют летним температурным условиям их местообитаний в северных озерах, но, очевидно, не являются оптимальными для роста молоди. В пользу этого говорят данные табл. 1, согласно которым мальки, выращиваемые при температурах, выше предпочитаемых (16—23°), имели вес значительно больший, нежели мальки, выращиваемые при температурах, близких к предпочитаемым (12—16°).

Заключение

Сиги, выращиваемые в новых для них условиях, проявили значительно бо́льшую выносливость к изменениям кислородного и температурного факторов, нежели сиги, обитающие в северных водоемах, для которых температуры в 16—17° и содержание кислорода 10—11 мг/л считаются предельными (В. А. Павлов, 1949).

Кислородные и температурные границы жизни содержавшейся в прудах молоди чудского сига допускают выращивание их в карповых хозяйствах при условии летнего прогрева воды не свыше 28° и зимнего минимума кислорода не ниже 2 мг/л. При этом необходимо учитывать, что не все пруды, в которых выращиваются карпы, будут пригодны для выращивания сигов, так как по теплостойкости и кислородному порогу карпы оказались намного выносливей сигов.

В процессе акклиматизации эколого-физиологические особенности сигов и другие их признаки должны постепенно изменяться под влиянием новых условий среды. Надо полагать, что процесс этот можно ускорить и повести в нужном направлении, применяя методы направленного воспитания. В пользу этого говорит высокая физиологическая пластичность сигов, которая в наших опытах наиболее четко проявилась в изменении интенсивности дыхания в зависимости от условий выращивания молоди.

Направленное воспитание рыб — вопрос, безусловно, новый, но уже ведутся работы, намечающие пути его разрешения. Особенно интересными в этом отношении являются исследования М. Ф. Вернидуб (1949, 1950, 1951 и др.), которые показали, что воздействием неблагоприятных температур и других факторов на икру и личинок ряда рыб в периоды повышенного обмена и роста (устойчивые периоды) можно стимулировать дальнейшее развитие и повысить стойкость организма к повторным воздействиям неблагоприятных условий.

О путях изменения теплостойкости и холодостойкости у рыб при помощи воздействия необычными температурами говорит также П. А. Дрягин (1952).

Мы считаем необходимым проведение широких исследований по разработке методов направленного воспитания рыб, начиная с первых стадий эмбрионального развития и кончая взрослыми рыбами, формирующими половые продукты. Активно вмешиваясь в процесс возникновения новых приспособлений (как эколого-физиологических, так и морфологических), в формирование новых экологических форм (экотипов) у промысловых видов рыб, мы не только облегчим и значительно ускорим процесс акклиматизации, но и намного расширим возможности акклиматизационных мероприятий, а следовательно, и повышения рыбопродуктивности водоемов[1].

Литература

Башмаков В. Н., 1953. Результаты акклиматизации сига-лудоги в оз. Большом, Рыбн. хоз-во, № 5.

Вернидуб М. Ф., 1949. Физические и морфологические изменения в зародыше лососевых после прекращения воздействия измененных условий развития, Уч. зап. ЛГУ, серия биол. наук, вып. 21. — 1950. Путь повышения эффективности инкубации яиц лососевых и сиговых рыб в свете эмбрио-физиологических данных, Вестн. ЛГУ, № 8. — 1951. Влияние изменяющихся условий развития яиц и ранних личинок рыб на их физиологическое состояние и выживаемость, Уч. зап. ЛГУ, серия биол. наук, вып. 29.

---

[1] Пользуюсь случаем принести свою благодарность Е. А. Веселову за его ценные указания по методике определения интенсивности дыхания рыб и С. Л. Чернявской, помогавшей автору при ведении ряда опытов.

Григорьева М. Б., 1953. Газообмен и кислородный порог рыб и некоторых водных беспозвоночных в зависимости от условий внешней среды (автореф. дисс.), Карело-Финск. ун-т.
Гримальский В. Л. и Поздняков Ю. Ф., 1953. Акклиматизация чудского сига в Молдавии, Рыбн. хоз-во, № 12.
Дрягин П. А., 1952. Изменчивость теплостойкости и холодостойкости у рыб, Природа, № 3.
Иоганзен Б. Г., 1946. Акклиматизация рыб в бассейне реки Оби, Зоол. журн., т. XXV, вып. 3.
Иоганзен Б. Г. и Башмаков В. Н., 1952. Об акклиматизации сига-лудоги в южной части Красноярского края, Уч. зап. Томск. гос. ун-та, № 28.
Мельников Г. Б., 1952. Опыт акклиматизации сиговых рыб в водоемах юго-востока УССР, Рыбн. хоз-во, № 7.
Носаль А. Д., 1954. Икрометание чудского сига в условиях прудов Украинской ССР, Рыбн. хоз-во, № 2.
Павлов В. А., 1949. О дыхательных свойствах крови сигов, Изв. ВНИОРХ, т. 28.
Павлов П. И., 1947. Результаты интродукции сига в озеро Севан, Тр. Севанск. гидробиол. станции, т. VIII.
Подлесный Л. В., 1939. Акклиматизация рыб на Урале и ее результаты, Тр. Уральск. отд. ВНИОРХ, т. 1.
Привольнев Т. И., 1947. Изменение дыхания в онтогенезе рыб при различном парциальном давлении кислорода, Изв. ВНИОРХ, т. 25, вып. 1.
Привольнев Т. И. и Королева Н. В., 1953. Критическое содержание кислорода в воде для рыб при разных температурах по сезонам, ДАН СССР, т. 89, № 1.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

СНЕТОК РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Л. А. ЩЕТИНИНА

Всесоюзный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства

В последние годы в Рыбинском водохранилище образовалось довольно значительное промысловое стадо снетка. Снеток, несомненно, скатился в водохранилище из Белого оз. (Вологодская область), Частичный скат снетка из Белого оз. в реку Шексну наблюдался и раньше (Кучин, 1902; Арнольд, 1925). Снеток в Шексне и Волге, очевидно, погибал, так как не вылавливался в Волге ниже впадения Шексны. После образования Рыбинского водохранилища снеток нашел в нем более благоприятные условия для обитания. Первые сведения о появлении здесь снетка относятся к 1944 г. (3-й год образования водохранилища), но эти сведения не документированы. Массовые скопления снетка были впервые замечены в 1945 г. ниже плотины гидростанции, где он скапливался в результате частичного выноса из водохранилища. Единственным возможным объяснением появления снетка является допущение, что в водохранилище размножился покатной белозерский снеток, так как пересадка в водохранилище снетка из Белого оз. в количестве около 10 тыс. экз. была произведена только в 1945 г. и могла дать результат значительно позднее. Вылов снетка за последние годы достиг значительных размеров. В 1949 г. вылов составил 97 ц, в 1950 г. — около 2100 ц, в 1951 г. — свыше 3200 ц, в 1952 г. — 1474 ц, в 1953 г. — 259 ц.

В связи с большим промысловым значением рыбинского снетка ознакомление с его биологическими особенностями представляет несомненный интерес.

Материалы по биологии снетка были собраны нами на Рыбинском водохранилище в течение ряда лет. Ниже излагаются в сжатой форме результаты наших наблюдений, сделанных в весеннее время за период 1950—1953 годов.

Местонахождение. Главными местами обитания снетка в осенние и зимние месяцы являются предустьевые пространства рек западной части Мологского отрога; весной снеток входит на нерест в нижние участки рр. Сити, Себлы, Ламы. Значительные скопления нерестующего снетка наблюдаются также весной местами по берегам Волжского отрога. Летом он отходит от берегов в открытые части водохранилища.

Промысловые размеры и вес. Длина снетка в весенних уловах по Рыбинскому водохранилищу колеблется в пределах от 5,5 до 15,6 см; самки имеют несколько большие размеры, чем самцы (табл. 1).

Таблица 1

Размеры и вес снетка Рыбинского водохранилища

Район	Год (весна)	Самцы		Самки		Оба пола
		средн.	колебания	средн.	колебания	средн.
			Длина тела в см			
Мологский отрог . .	1950	9,3	5,5—14,0	10,2	6,0—15,1	9,7
Волжский „ . .	1951	9,3	6,2—15,0	10,2	7,5—15,6	9,7
„ „ . .	1952	9,8	8,0—12,7	10,2	8,0—13,8	9,9
„ „ . .	1953	8,9	7,6—12,0	9,3	8,0—12,8	9,0
			Вес в г			
Мологский отрог . .	1950	5,3	1,2—16,0	8,2	2,0—26,5	6,7
Волжский „ . .	1951	5,2	1,5—21,0	7,2	2,1—25,7	6,2
„ „ . .	1953	4,2	2,7—11,5	4,5	3,2—11,5	4,3

По годам длина и вес снетка довольно значительно изменяются; наиболее мелкий снеток вылавливался в 1953 г., что связано, как увидим ниже, с измененным возрастным составом и замедленным ростом старших возрастных групп снетка.

По сравнению со снетком Белого оз. (Морозова) и Псковско-Чудского оз. (Мешков и Сорокин, 1952) снеток Рыбинского водохранилища значительно крупнее, достигая в среднем 10 см длины и 4—6 г веса. Бо̀льшая величина снетка определяется наличием в уловах группы трехгодовиков, а также относительно быстрым ростом (см. ниже).

Таблица 2

Процентное соотношение возрастных групп снетка в весенних уловах 1950—1953 гг.

Годы	Годовики	Двухгодовики	Трехгодовики
1950	20,5	70,2	9,3
1951	28,5	66,5	5,0
1952	8,0	84,0	8,0
1953	11,1	87,5	1,4

В о з р а с т н о й с о с т а в и с к о р о с т ь р о с т а. Возраст снетка определялся по отолитам; в ряде случаев возрастной состав уловов хорошо выявляется и на Петерсеновских кривых.

В течение всех лет наблюдений в уловах были представлены три возрастные группы — годовики, двухгодовики и трехгодовики (табл. 2).

Преобладает всегда группа двухгодовиков, составляющая от 66 до 87% всего вылова. Количество годовиков не превышает 28,5%, количество трехгодовиков — 9,3%. В этом отношении рыбинский снеток резко отличается как от снетка Белого оз., так и от снетка многих других водоемов, в которых 80—90% уловов составляют сеголетки (осенью) и годовики (весной), а трехгодовики встречаются как исключение. Интересно, что так называемая «волжская корюшка», недавно обнаруженная в окрестностях Горького (Кузнецов, 1951) и происходящая, вероятно, от рыбинского снетка, по возрастному составу близка к последнему. Наличие трех возрастных групп, а также их соотношение в уловах наглядно иллюстрируются кривой Петерсена для весенних уловов 1950 г. (рис. 1) и кривыми изменчивости размеров по каждому возрасту для весенних уловов 1951 г. (рис. 2).

Данные по линейному и весовому росту снетка Рыбинского водохранилища за 4 года сведены в табл. 3. По отдельным годам можно сделать следующие замечания. 1950 г. отличался длительностью ве-

гетационного периода и благоприятными температурными условиями; это отразилось на бо́льших линейных и весовых размерах снетка в уловах весны 1951 г. Хороший рост наблюдался и в 1951 г. (данные весны 1952 г.). Холодное, короткое лето 1952 г. привело к снижению скорости роста снетка, отчетливо выразившемуся на 2-й и 3-й год жизни (данные весны 1953 г.). Наши данные по 1950 г. в общем совпадают с наблюдениями Л. И. Васильева (1951).

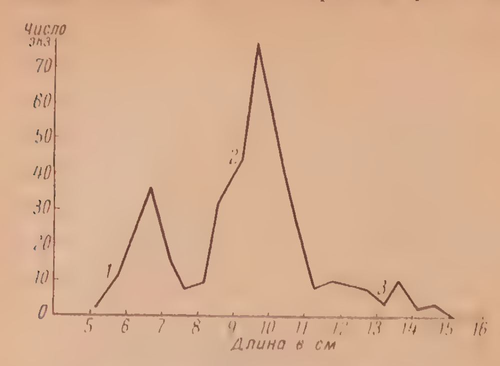


Рис. 1. Петерсеновская кривая роста снетка в Рыбинском водохранилище в 1950 г.

1 — годовики, 2 — двухгодовики, 3— трехгодовики

В целом снеток Рыбинского водохранилища отличается быстрым ростом. Это хорошо видно при его сравнении со снетком Белого оз. (табл. 4) по материалам, собранным в апреле 1951 г. В Псковском оз. снеток растет так же хорошо, как в Рыбинском водохранилище, только в отдельные теплые годы (Мешков и Сорокин, 1952).

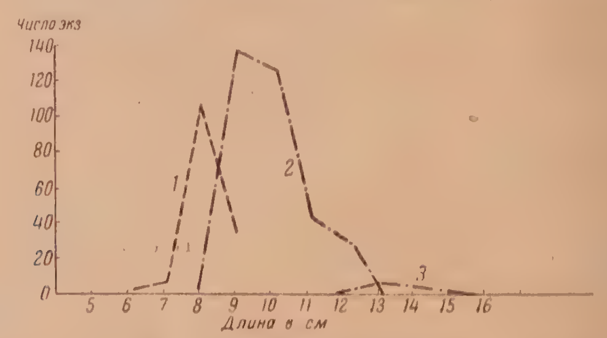


Рис. 2. Кривая размерной изменчивости по каждому возрасту для весенних уловов в 1951 г.

Обозначения те же, что на рис. 1

Половой состав уловов. Среди годовиков и двухгодовиков снетка весной, во время нерестового хода, преобладают самцы. В отдельные годы (1952 и особенно 1953 гг.) это преобладание было

Таблица 3

Размеры половозрелого рыбинского снетка по возрастным группам в весенних уловах 1950—1953 гг.

Годы	Средн. длина в см и средн. вес в г	Годовики		Двухгодовики		Трехгодовики	
		самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
1950	Длина	6,8	6,7	9,8	10,0	13,1	13,2
	Вес	2,3	2,0	5,3	5,9	12,8	14,5
1951	Длина	8,0	8,2	9,7	10,1	14,2	13,9
	Вес	2,2	3,1	5,3	6,6	16,0	17,8
1952	Длина	8,3	8,2	9,8	10,0	12,6	13,0
1953	Длина	8,1	8,5	9,0	9,2	12,0	12,8
	Вес	3,2	3,5	4,4	4,5	11,5	11,5

Таблица 4

Размеры снетков по возрастным группам в весенних уловах 1951 г.

Водоемы	Годовики	Двухгодовики	Трехгодовики	Автор
	Средн. длина в см			
Рыбинское водохранилище	8,5	9,9	14,7	Л. А. Щетинина
Белое оз.	6,2	8,2	11,6	Н. Н. Морозова

весьма значительным (табл. 5), преимущественно по группе годовиков. Среди трехгодовиков, наоборот, часто оказывается больше самок, но общая численность этой группы недостаточна, чтобы сделать какие-либо выводы.

Таблица 5

Процентное соотношение самцов и самок весной 1950—1953 гг.

Возраст	1950 г.			1951 г.			1952 г.		1953 г.	
	Самцы	Самки	Juv.	Самцы	Самки	Пол не определен после нереста	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Годовики	38,8	31,4	29,8	71,8	28,9	5,3	87,5	12,5	96,0	4,0
Двухгодовики	48,0	52,0	—	59,2	40,8	—	51,2	48,8	72,6	27,4
Трехгодовики	20,0	80,0	—	12,6	87,4	—	62,5	37,5	30,3	60,4

Можно высказать предположение, что часть самок снетка созревает в Рыбинском водохранилище только в двухлетнем возрасте и не участвует в нерестовых миграциях. Это предположение требует дополнительной проверки.

Нерест. Местами нереста служат предустьевые пространства и нижние участки рек, впадающих в водохранилище. В р. Сить в 1950 г. снеток поднимался не выше чем на 12—15 км от устья.

Помимо рек, снеток нерестует и непосредственно в отрогах водохранилища. Нерестовые скопления концентрируются в районе р. Юхоти вблизи г. Мышкина, а также в предустьевой части Волги в районе сел. Учмы, где была найдена икра. Повидимому, есть нерестилища и выше, ближе к г. Угличу.

Икра выметывается на глубине 1,5—2 м как в речках, так и по берегам отрогов. Субстратом для размещения икры является невысокая, мягкая растительность на участках с заиленным песком: икра на такой растительности размещается с большой плотностью.

Нерест происходит в конце апреля и начале мая, продолжительность нереста в разные годы различна, колеблясь от 6 до 24 дней (табл. 6). В течение всех лет массовый нерест продолжался, однако, всего 3—4 дня.

Наиболее поздно нерест начался в 1952 г., когда весна была запоздалой и холодной. Низкий уровень воды в этом году (сработка водохранилища на 5 м) был, вероятно, основной причиной того, что снеток к берегам в больших количествах не подошел и нерестовал на глубине; так, в районе Учмы в 1952 г. икра была на глубине 5—6 м. В 1953 г. подход к берегам, несмотря на высокий уровень воды, был

Таблица 6

Нерест снетка в 1950—1953 гг.

Показатели	1950 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.
	р. Сить	Волжский отрог		
Сроки нереста	22.IV—15.V	22.IV—9. V	31.IV—15.V	24.IV—30.IV
Разгар „	26.IV—29.IV	29.IV—2. V	8.V —11.V	27.IV—30.IV
Общая продолжительность нереста в сутках	24	19	15	7
Начало нереста (колич. суток после вскрытия)	9	20	17	26
Т-ра воды при нересте в °С	14—15	9	7,1	7—8

кратковременным, в массе снеток также держался на более глубоких местах (судя по нахождению его в желудках судаков). Нерестовые температуры колебались в пределах 7—9°. Только в 1950 г., в условиях быстро наступившего потепления (сразу за вскрытием Волги), нерест происходил при температуре 14—15°.

Газовый режим нерестилищ в весенний период оказался весьма благоприятным для снетка. Количество кислорода колебалось в пределах от 7,9 до 14,7 мг/л при насыщении воды от 90 до 115%. Количество свободной углекислоты составляло 4,1 — 7,9 мг/л, вода имела слабощелочную реакцию (7,6—7,8). В различных отрогах (Мологском и Волжском) газовый режим сходен, активная реакция воды только по отдельным наблюдениям была более близкой к нейтральной (7,0—7,7).

Плодовитость. Данные по плодовитости снетка Рыбинского водохранилища были собраны нами в 1950 и 1951 гг. (табл. 7).

Таблица 7

Плодовитость снетка в апреле 1950 и 1951 гг.

Место и год сбора	Возраст снетков (лет)	Число экз.	Средн. длина в см	Средн. вес в г	Коэфф. зрелости	Средн. число икринок
Мологский отрог, 1950 г.	1	4	7,7	3,3	24,0	2271
	2	15	10,5	7,6	16,6	4421
	3	8	13,4	16,7	17,7	13277
Волжский отрог, 1951 г.	1	25	7,9	3,7	17,5	2634
	2	18	11,4	9,1	16,4	6739
	3	11	13,7	17,9	19,7	13947

Основная нерестовая группа — двухгодовики — характеризуется средней плодовитостью в 4,5—6,5 тыс. икринок, для снетка очень высокой. Количество икринок у трехгодовиков в среднем составляло 13—14 тыс., максимальное число равнялось почти 19 тыс.

Высокая плодовитость рыбинского снетка в основном объясняется большим размером нерестующих самок. При сравнении одних и тех

же размерных групп плодовитость снетков из Рыбинского водохранилища, из Псковского оз. и Валдайского оз. в абсолютных цифрах близка: так, при длине самок в 6—7 см количество икринок равняется 2—3 тыс.

Надо отметить, что снеток Рыбинского водохранилища отличается от белозерского снетка не только повышенной абсолютной, но и более высокой относительной плодовитостью (табл. 8). Это можно объяснить только лучшими условиями обитания снетка в водохранилище.

Таблица 8

Плодовитость белозерского снетка (1950 г.)

Возраст снетка (лет)	Длина в см		Вес в г		Количество икринок		Число подсчетов
	пределы колебаний	средн.	самцы	самки	пределы колебаний	средн.	
1	5,5— 7,0	6,2	1,5	1,6	435—1096	820	6
2	7,5— 8,9	8,2	3,9	3,3	1232—3195	2010	16
3	11,2—12,0	11,6	—	—	6240—7880	7220	3

Развитие икры и выход личинок. Опыт искусственного оплодотворения икры снетка в Рыбинском водохранилище (1950 г.) показал, что при температуре (в среднем) 11° инкубация икры продолжается 12—13 суток. Тот же срок был установлен и при наблюдении за развитием икры в естественных условиях (1951 г.). По длительности эмбрионального развития рыбинский снеток не отличается от валдайского и ильменского снетка (Световидова-Чумаевская, 1945; Дрягин, 1949).

Икра и только что выклюнувшиеся личинки снетка в Рыбинском водохранилище мельче, чем в других водоемах (табл. 9). Этим частично можно объяснить бо́льшую относительную плодовитость рыбинского снетка; не исключена, однако, и возможность разной методики и разной точности измерения диаметра икры и длины личинок.

Таблица 9

Сравнительные размеры икры и личинок снетка

Водоемы	Диаметр икры в мм		Длина выклюнувшихся личинок в мм		Автор
	средн.	колебания	средн.	колебания	
Рыбинское водохранилище	0,70	0,64—0,76	4,9	4,2—5,3	Наши данные, 1950
Рыбинское водохранилище			4,2	3,8—4,9	„ „ 1951
Чудское оз.	0,75	0,75—0,80	5,3	4,0—6,4	Световидова-Чумаевская, 1945
Валдайское оз.	0,81	0,73—0,89	6,2	5,0—7,6	Световидова-Чумаевская, 1945

В заключение отметим, что рассасывание желточного мешка происходит у снетка примерно на 8-е сутки после выклева.

Заключение

Скатившийся из Белого оз. в Рыбинское водохранилище снеток нашел здесь благоприятные условия для размножения и нагула и быстро получил в уловах промысловое значение. Успеху акклиматизации снетка способствовало наличие хороших нерестилищ, незначительная конкуренция в питании и короткий жизненный цикл, присущий ему. Акклиматизация снетка сопровождалась увеличением скорости его роста и увеличением размеров, появлением третьей возрастной группы, поздним созреванием (главным образом в возрасте 2 лет), увеличением плодовитости и появлением таких «корюшковых» признаков, как специфический «огуречный» запах.

В последнее время снеток, описываемый иногда под названием корюшки, начинает попадаться в районе Горького (Кузнецов, 1951) и даже Казани (Лукин, 1952). Ниже плотины Рыбинского водохранилища снеток ловится уже давно (в количестве до 100 ц в год). Судя по утверждению Н. В. Кузнецова, снеток, пойманный около Горького, во многом напоминает корюшку. Анализ материалов Н. В. Кузнецова показывает, что от снетка Рыбинского водохранилища волжский снеток отличается только повышенной плодовитостью. Однако автор исследовал очень мало экземпляров.

Мы считаем, что как в Рыбинском водохранилище, так и в Волге мы имеем дело со снетком, а не с корюшкой. От типичных снетков рыбинский и волжский снетки отличаются несколько увеличенными размерами, выживанием части трехлеток (до 10%) и главное — созреванием в массе не на 1-м, а на 2-м году жизни. Основным отличием от корюшки является отсутствие особей в возрасте старше 3 лет и главное — «снетковый» тип роста, выражающийся в замедлении роста на 2-м и 3-м году жизни, — корюшка живет, как известно, 7—9 лет (Петров, 1926; Шуколюков, 1931).

Снеток, по Л. С. Бергу (1948), является карликовой пресноводной формой корюшки. Есть отдельные разновидности корюшки, которые в результате обитания в пресной воде приобрели много особенностей снетка (корюшка Курского залива Балтийского моря). Снеток Печоры «нагыш», наоборот, в некоторых отношениях стал напоминать корюшку (Кирпичников, 1935). Но есть основания предполагать, что за длительный период обособления снетка в озерах он приобрел наследственно закрепленные особенности и не может поэтому в короткий срок, в течение нескольких поколений, снова стать типичной корюшкой.

В Рыбинском водохранилище запасы снетка, вероятно, могут еще значительно увеличиться. Распространение его вниз по Волге позволяет предполагать, что снеток может приобрести промысловое значение и в будущем Горьковском водохранилище; возможность такой акклиматизации должна быть предусмотрена в планах рыбохозяйственного освоения этого водохранилища.

Литература

Арнольд И. Н., 1925. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере. Изв. Отд. прикл. ихтиол., III, вып. 1.—1927. Очерк зимнего рыболовства на Белом озере, Изв. Отд. прикл. ихтиол., VI, вып. 1.

Берг Л. С., 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, т. I.

Васильев Л. И., 1951. О снетке Рыбинского водохранилища, Зоол. журн., т. XXX, вып. 6.

Дрягин П. А., 1933. О рыбных ресурсах Белого озера, Изв. ВНИОРХ, т. XVI. — 1949. Половые циклы и нерест рыб, там же, т. XXVIII.

Земорская М. А., 1950. Зимние миграции рыб в Рыбинском водохранилище, Рыбн. хоз-во СССР, № 7.

Кирпичников В. С., 1935. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и реки Печоры, Работы ихтиол. лабор. ВНИРО, т. II.

Кузнецов И. В., 1951. О нахождении корюшки в реке Волге в районе города Горького, Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ, т. III, Петрозаводск.

Кучин И. В., 1900. Наблюдения над жизнью Ильменского снетка, журн. Из Никольского рыбоводного завода, № 7.—1902. Рыболовство на Белом озере, Чарандском и других озерах Белозерского и Кирилловского уездов, Вестн. рыбопромышл., № 6, 7, 8.—1905. Зимний таганный лов белозерского снетка и экономическое значение, там же, № 1.

Лукин А. В., 1952. Пути направленного формирования ихтиофауны в водохранилищах, Докл. на совещании по акклиматизации рыб в СССР, март 1952 г., Ленинград.

Маркун М. И., 1926. Весенний лов корюшки в устье р. Волхова (по наблюдениям 1925 г.), Изв. Отд. прикл. ихтиол., IV, вып. 1.

Мешков М. М. и Сорокин С. М., 1952. Снеток Псковского водоема, Уч. зап. Псковск. пед. ин-та.

Морозова П. Н., 1951. Состояние рыбных запасов и промысла Белого озера, изд. ВНИОРХ.

Петров В. В., 1926. Материалы по систематике русских корюшек, Изв. Отд. прикл. ихтиол., IV, вып. 1.—1940. Снеток Псковско-Чудского водоема, Изв. ВНИОРХ, XXIII.—1947. Факторы формирования ихтиофауны Псковско-Чудского водоема, там же, XXVI.

Самсонов Н. А., 1910. Весенний лов снетка режами на Лифляндском берегу Чудского озера, Вестн. рыбопромышл., № 2, 3—4, 5—6.

Световидова-Чумаевская Г. В., 1945. Биология и развитие валдайского и псковско-чудского снетка, Зоол. журн., т. XXIV, вып. 6.

Тихий М. И., 1922. Промысел корюшки на р. Неве, Бюлл. рыбн. хоз-ва, № 12.—1941. Разведение рыб в Ленинградской и Вологодской областях, Изв. ВНИОРХ, XXIV.

Шуколюков А. М., 1931. Возраст и темп роста невской корюшки, Изв. Ихтиол. ин-та, XII, 1.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

КИСЛОРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЗВИТИЯ АМУРСКОЙ ЛЕТНЕЙ КЕТЫ И ГОРБУШИ В СВЯЗИ С МЕТОДИКОЙ ИХ ИСКУССТВЕННОГО РАЗВЕДЕНИЯ

И. С. ВАСИЛЬЕВ и Ю. Г. ЮРОВИЦКИЙ

Лаборатория ихтиологии МГУ им. М. В. Ломоносова

В системе мероприятий по увеличению промысловых стад лососевых рыб, намеченных пятым пятилетним планом, большое место отводится искусственному рыборазведению. Понятно, что решить эту задачу можно лишь на основе правильной методики заводского разведения. Заводское разведение лососей рода Oncorhynchus, как известно, сводится к инкубации икры и непродолжительному выращиванию молоди, после чего молодые лососи выпускаются в естественные водоемы (Черфас, 1950).

Таким образом, большая часть жизненного цикла разводимых лососей протекает в естественных условиях. Поэтому в задачу рыбоводов должно входить не только цифровое выполнение плана по выпуску молоди, но и забота о том, чтобы выращенные молодые организмы были приспособлены к естественным условиям. Последнее возможно лишь в том случае, если условия разведения на заводах будут как можно ближе к условиям развития в природе. Говоря так, мы вовсе не стоим за механическое воспроизведение всех факторов среды, имеющих место при развитии лососей в природе. Среди них есть и временные, нехарактерные, случайные (Семко, 1947), т. е. такие, которые не являются наследственно необходимыми.

Итак, без знания естественных условий развития правильно поставленное искусственное рыборазведение вряд ли возможно.

В задачи совместных исследований, проводимых на Амуре лабораторией ихтиологии МГУ, Тихоокеанским институтом рыбного хозяйства и океанографии и Амуррыбводом при участии Института морфологии животных АН СССР, входило изучение биологии дальневосточных лососей рода Oncorhynchus с тем, чтобы разработать систему мероприятий по искусственному и естественному воспроизводству дальневосточных лососевых рыб.

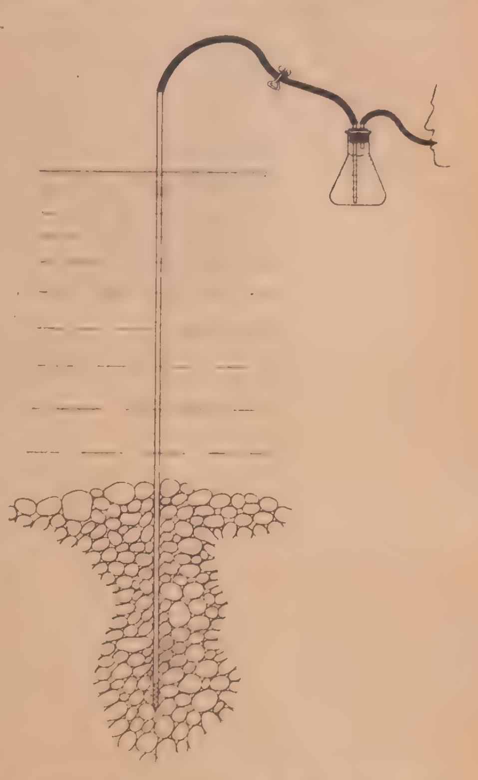
Данная статья, написанная на материале, полученном амурской ихтиологической экспедицией МГУ, в основном посвящена изучению кислородного режима в нерестовых буграх амурской летней кеты и горбуши. Кроме того, нами был детально исследован температурный режим в нерестовых буграх, а также гидрологический режим реки, расположение и топография нерестилищ.

Материал для настоящей работы собран в сентябре 1952 г. и в июле — октябре 1953 г. на нерестовой лососевой реке Мы системы лимана Амура.

Содержание кислорода определялось методом Винклера. Пробы

воды из грунта брались прибором, изображенным на рисунке. Прибор этот очень прост, а поэтому описывать его конструкцию мы не будем. Укажем лишь следующее: колба имела объем в 250—300 мл, штыри из нержавеющей стали в течение всего периода наблюдений были погружены на 40—50 см в нерестовый бугор.

Для икрометания летняя кета и горбуша заходят, как известно, преимущественно в одни и те же реки (Кагановский, 1949; Кузнецов, 1928; Семко, 1947; Солдатов, 1912). Как показали исследования 1953 г., в р. Мы, имеющей протяженность около 80 км, большая часть нерестилищ горбуши располагается начиная с 30-го километра вверх от устья, тогда как нерестилища летней кеты выше 30-го километра не встречаются.


Прибор для взятия проб воды из грунта

В нижнем течении реки ареалы размножения летней кеты и горбуши во многих местах соприкасаются, но и здесь ни один из этих близких видов не служит помехой другому. В отличие от летней кеты горбуша занимает фарватерную часть перекатов с небольшой глубиной (20—50 см) и относительно быстрым течением (0,8—1,2 сек.), в то время как летняя кета нерестует на плесах с замедленным течением (0,2—0,9 м/сек.) и большей глубиной. Значительная часть летней кеты нерестует также в протоках.

Таким образом, два очень близких вида — летняя кета и горбуша — занимают в основном различные экологические ниши даже в период, повидимому, максимального за весь жизненный цикл соприкосновения друг с другом.

Различное местонахождение нерестилищ летней кеты и горбуши определяет специфику «материала», из которого рыбы данных видов строят свои гнезда. Проведенные нами анализы грунта из нерестовых бугров показали, что нерестовые бугры летней кеты по сравнению с нерестовыми буграми горбуши имеют значительно больший процент мелкой гальки и песка. Уже одно это обстоятельство заставляет предположить, что кислородные условия развития в гнездах летней кеты и горбуши неодинаковы. Данное предположение полностью подтвердилось исследованиями 50 нерестовых бугров летней кеты и горбуши.

В табл. 1 приводим содержание кислорода в буграх, относящихся к типичному нерестилищу горбуши на р. Мы.

Как следует из приводимых данных, содержание кислорода в буграх горбуши в среднем на 1,5—2 мг/л меньше, чем в толще воды. Для сравнения помещаем данные по содержанию кислорода в буграх одного из нерестилищ летней кеты (табл. 2).

Из табл. 2 видно, что во всех пробах воды из гнезд летней кеты содержание кислорода в среднем на 3,5—4 мг/л ниже содержания

Таблица 1

Содержание кислорода в нерестовых буграх горбуши

№ бугра	1.IX	5.IX	9.IX	13.IX	17.IX
	O_2 (мг/л)				
101	6,49	7,54	7,60	8,96	9,02
104	6,58	8,05	8,14	1,25	9,35
103	6,84	6,79	7,28	9,05	8,88
Пробы из толщи воды	9,07	9,53	9,57	9,42	10,60

Таблица 2

Содержание кислорода в нерестовых буграх летней кеты

№ бугра	2.IX	6.IX	10.IX	14.IX	18.IX
	O_2 (мг/л)				
9	6,20	7,29	7,11	6,10	7,96
10	6,08	6,52	7,27	7,68	7,81
12	3,92	4,41	3,62	3,60	4,56
Пробы из толщи воды	9,21	9,73	10,58	10,85	11,07

его в толще воды. Однако многие бугры летней кеты, расположенные в прибрежной зоне или в протоках, показывали значительно меньшее содержание кислорода. Например, бугры № 108, 109, 110 и др. имели по 2—3 мг O_2 в 1 л воды, т. е. разница между содержанием кислорода в толще воды и в этих буграх равнялась 6—7 мг/л.

Таким образом, выяснилось, что, во-первых, содержание кислорода в нерестовых буграх летней кеты и горбуши меньше, чем над буграми в толще воды, и, во-вторых, что различие в местоположении нерестилищ каждого из видов определило большее содержание кислорода в буграх горбуши по сравнению с буграми кеты. Как показали исследования С. Г. Соина и наши личные наблюдения, последнее вполне согласуется с морфологическими особенностями икры и зародышей летней кеты и горбуши: икра летней кеты, развитие которой происходит при более низком содержании кислорода, имеет большее количество каротиноидных пигментов, принимающих участие в дыхании; желточный мешок эмбрионов летней кеты покрыт более густой сосудистой сетью, являющейся эмбриональным органом дыхания.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют также утверждать, что нерест горбуши происходит всегда примерно на одинаковых по гидрологическому и гидрохимическому режиму участках реки. Это указывает на то, что диапазон кислородных условий, в которых может происходить развитие горбуши, относительно невелик — по нашим данным, он колеблется в пределах 7—9 мг O_2 на 1 л.

В противоположность горбуше, как было показано выше, нерест летней кеты происходит в лабильных условиях. Последнее указывает на возможность развития летней кеты при большом диапазоне концентраций кислорода в воде (по нашим данным — от 4 до 8 мг/л).

Необходимо оговориться, что наши исследования относятся к первым месяцам после откладки икры и поэтому отражают наилучший период аэрации. Ясно, что происходящая в дальнейшем изоляция свободной поверхности воды слоем льда значительно снизит содержание кислорода в толще воды, а следовательно, и в нерестовых буграх как летней кеты, так и горбуши; однако отличие в содержании кислорода в гнездах каждого из этих видов, повидимому, не только сохранится, но и усугубится благодаря более интенсивному процессу заиливания гнезд летней кеты, так как они расположены в местах с менее быстрым течением.

Нами было также проведено значительное количество наблюдений за температурным режимом нерестовых бугров. Полученные данные показали, что температурные условия в нерестовых буграх относительно нестабильны и повторяют с некоторым запозданием температурную кривую в толще воды, причем колебания температуры в буграх в сентябре могут достигать 1,5—2° и они несколько меньше температурных сдвигов в толще воды (табл. 3).

Таблица 3

Температурный режим нерестового бугра

Дата	Место взятия проб	Время взятия проб		
		7 час.	15 час.	23 часа
		Т-ра в °C		
8.IX	Над гнездом	7,4	8,7	10,0
	В гнезде	7,6	8,5	9,4
9.IX	Над гнездом	7,5	9,0	10,5
	В гнезде	8,3	8,5	9,7
10.IX	Над гнездом	8,0	9,1	10,3
	В гнезде	8,9	9,1	9,9
11.IX	Над гнездом	6,0	7,0	8,0
	В гнезде	8,2	6,8	7,3

Таким образом, основываясь на приведенном материале, можно отметить, во-первых, видовую специфику условий, в которых происходит развитие этих очень близких видов (место нереста, скорость течения, содержание кислорода и т. д.), во-вторых, непостоянство условий развития как в отношении содержания кислорода, так и в отношении температуры. Возможно, лабильность наблюдается и в отношении других факторов среды, нами не изученных.

Для сравнения необходимо было изучить, в каких условиях происходит развитие лососей на рыбоводных заводах. К сожалению, у нас не было возможности побывать на заводе, инкубирующем икру летней кеты или горбуши. В январе 1953 г. мы провели наблюдения на лососевом рыбоводном заводе «Томе» Латвийской ССР, где инкубируется икра благородного лосося и кумжи. Проведенные анализы воды, поступающей в инкубационные аппараты, показали, что на рыбоводном заводе допускается систематическая инкубация икры при содержании кислорода 10—11 мг/л. Нам неизвестен кислородный режим развития благородного лосося в естественных условиях, но, исходя из сходства биологии дальневосточных и европейских лососей (развитие икры в грунте, нерест в реках с быстрым течением — Никольский, 1954), можно предположить, что содержание кислорода в буграх благородного лосося также ниже, чем в толще воды, и во

всяком случае не выше, чем в буграх горбуши. Поэтому мы считаем, что на рыбоводном заводе «Томе» развитие лососей происходит при концентрациях кислорода значительно превышающих естественные. Понятно, что это не может не влиять на развитие инкубируемых рыб. Как известно из работ И. А. Садова (1948) и П. А. Коржуева (1941), проведенных с икрой и молодью осетровых, перенасыщение воды кислородом оказывает на развивающуюся икру и молодь пагубное воздействие (подавление образования гемоглобина, роста жаберных лепестков и т. д.).

На рыбоводном заводе «Томе» при инкубации не учитывается видовая специфика организмов: так, икра кумжи и благородного лосося помещается в одинаковые условия развития. Особое внимание на заводе уделяется поддержанию строго постоянной температуры воды, поступающей в инкубационные аппараты. Считается ненормальным изменение температуры воды хотя бы на 1°. Созданию стабильности температуры подчинен и расход воды (при повышении температуры усиливают подачу воды и тем снижают температуру). В природе же, как указывалось выше, температура в нерестовых буграх весьма непостоянна. Таким образом, стремление сохранить температуру на строго постоянном уровне ничем не оправдано и ведет лишь к нерациональному расходу воды.

Нужно отметить, что аналогичных методов инкубации лососевых рыб придерживаются все рыбоводные заводы на западе СССР. По данным В. Я. Леванидова, публикуемым Н. Н. Дислер (1953), ненормальные условия инкубации в отношении кислорода допускаются на Тепловском рыбоводном заводе, разводящем осеннюю кету.

Вполне вероятно, что организм, выращенный в стабильных в отношении температуры и кислорода условиях, окажется в естественных условиях недостаточно жизнестойким.

Наша работа может дать работникам рыбной промышленности предварительные материалы для разработки биологически обоснованных методов искусственного разведения кеты и горбуши, а также для пересмотра под этим углом зрения существующих в настоящее время методов заводского разведения дальневосточных лососевых рыб.

Литература

Дислер Н. Н., 1953. Эколого-морфологические особенности развития кеты, Тр. Всесоюз. конф. по вопросам рыбн. хоз-ва, Изд-во АН СССР.

Кагановский А. Г., 1949. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши, Изв. ТИНРО, вып. 31.

Коржуев П. А., 1941. Потребление кислорода икрой и мальками осетра и севрюги, Изв. АН СССР, серия биол., № 2.

Кузнецов И. И.,1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей, Изв. Тихоокеанск. н.-промысл. станции, т. 2, вып. 3.

Никольский Г. В., 1954. Частная ихтиология.

Правдин Н. Ф., 1932. Амурская горбуша, Изв. Отд. прикладн. ихтиол. и н.-промысл. исслед., т. 14.—1940. Обзор исследований дальневосточных лососей, Изв. ТИНРО, т. 18.

Садов И. А., 1948. Влияние перенасыщенности кислородом воды на развитие молоди осетровых, Рыбн. хоз-во, № 1.

Семко Р. С., 1947. О факторах, влияющих на выносливость икры и молоди лососей, Камчатск. рыбохозяйств. станция.

Смирнов А. Г., 1947. Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний, Изв. ТИНРО, т. 25.

Солдатов В. К., 1912. Исследование биологии лососевых Амура, ч. I, СПб.

Таранец А. Я., 1939. Исследование нерестилищ кеты и горбуши в реке Неки. Рыбн. хоз-во СССР, № 12.

Черфас Б. И., 1950. Рыбоводство в естественных водоемах, Пищепромиздат.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ПИТАНИЕ ГНЕЗДОВЫХ ПТЕНЦОВ СОЙКИ (GARRULUS GLANDARIUS L.) В УСЛОВИЯХ ИСКУССТВЕННЫХ СОСНОВЫХ И ДУБОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ САВАЛЬСКОГО ЛЕСНИЧЕСТВА ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

Н. П. КАДОЧНИКОВ и Ю. К. ЭЙГЕЛИС

Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений ВАСХНИЛ и Ленинградский государственный университет им. А. А. Жданова

1. Введение

Сойка широко распространенная, обычная наша лесная птица, поселяющаяся как в естественных лиственных и хвойных лесах лесной и лесостепной зоны, так и в искусственных лесных насаждениях в степи, представляющих собой большие массивы.

Несмотря на широкое распространение и относительную многочисленность сойки, многие вопросы ее экологии и, в частности, вопросы питания изучены еще крайне недостаточно. Отсюда взгляды отдельных исследователей на пользу и вред этой птицы противоречивы. Одни авторы, на том основании, что сойка разоряет гнезда мелких лесных птиц, поедая их яйца и птенцов, определенно считают ее вредной (Кайгородов, 1899, 1923). В то же время другие авторы, на основании анализа содержимого желудков сойки, приходят к выводу, что вред сойки неизмеримо меньше, чем приносимая ею польза (Пачоский, 1909; Стаханов, 1928; Формозов, 1950; Rörig, 1903).

Имеющиеся в литературе материалы по питанию сойки относятся в основном к осенне-зимнему периоду и касаются питания исключительно взрослых особей, не затрагивая питания птенцов.

Авторы данной работы поставили перед собой задачу показать деятельность сойки в гнездовое время, в период выкармливания ею потомства. Этот период интересен в том отношении, что протекает во время интенсивной деятельности насекомых-вредителей, в связи с чем и истребительная деятельность птиц приобретает особое значение. Изучалось питание гнездовых птенцов в насаждениях, подвергающихся частым и исключительно сильным повреждениям со стороны вредных насекомых.

2. Время и место работы

Исследования проводились в Савальском лесничестве Воронежской области в течение двух летних сезонов — в 1951 г. с 12 июня по 12 июля и в 1952 г. с [illegible] июня по 3 июля.

Савальское лесничество представляет собой искусственный лесной массив в степи общей площадью в 5700 га с незначительными островками естественных дубрав, сохранившихся только в центральной части массива. Наибольшая площадь занята под сосновой и дубовой культурами в возрасте от 1 года до 7[illegible] лет. Массив

разбит на кварталы, отграниченные друг от друга широкими просеками. Площадь каждого квартала — 25 га. Помимо сосны и дуба, в некоторых кварталах встречаются отдельные деревья и небольшие группы берез, кленов, ясеня, вяза, липы, рябины, дикой яблони и груши, черемухи, крушины и некоторых других пород. Иногда они образуют в основном насаждении хорошо выраженный подсед, в котором гнездится много мелких лесных птиц. В сосновых посадках среднего и старшего возрастов в подседе встречается чаще всего красная бузина, а в дубовых — бородавчатый бересклет, образуя в этих насаждениях густой подлесок. Имеются также небольшие по площади монокультурные посадки березы, тополя, ильма, лиственницы и др. Узкими лентами по ручьям тянутся ивняки, а местами рощи черной ольхи. «Осиновые кусты» встречаются главным образом по понижениям. Таким образом, в Савальском лесничестве имеется довольно много различных укромных мест, где охотно гнездится сойка.

Основные культуры Савальского лесного массива — дуб и сосна часто подвергаются значительным повреждениям со стороны таких вредителей, как сосновый шелкопряд, непарный шелкопряд, кольчатый шелкопряд, дубовая листовертка, майский хрущ и ряд других, в силу довольно частого их массового размножения. Изучение питания сойки в этих условиях представляет тем больший интерес, что последняя является истребителем шелкопрядов (Пачоский, 1909; Померанцев, 1939; Благосклонов, 1949).

3. Методика и материал

Материал собирался по методике прижизненного изучения питания гнездовых птенцов (Мальчевский и Кадочников, 1953). Под наблюдением находилось всего семь гнезд с 36 птенцами. Четыре гнезда были найдены в дубово-липовом мелколесье, прилегавшем к участку старой естественной дубравы. Поблизости от места расположения этих гнезд находился старый сосняк. Три других гнезда располагались непосредственно в старом сосняке среди густого бузинового подлеска. Не далее чем в 80—100 м от этих гнезд находилось средневозрастное дубовое насаждение.

Перевязкам подвергались птенцы различного возраста, начиная с 1-дневных и кончая 16—17-дневными, а однажды были перевязаны птенцы, только что вылупившиеся, еще не обсохшие, и через 3 часа от них были получены извлечения. Одни и те же птенцы не всегда подвергались ежедневной перевязке. Допускались перерывы в 2—3 дня. За весь период работы было получено 402 извлечения (в 1951 г. — 211, в 1952 г. — 191), что составляет 914 особей насекомых, паукообразных и моллюсков. Кроме того, извлечено 12 птенцов и пять яиц мелких воробьиных птиц.

Основной материал за 1951 г. был получен Н. П. Кадочниковым совместно с А. С. Мальчевским. Небольшую часть материала за тот же год собрала студентка-практикантка Ленинградского университета Т. Б. Ардамацкая. Материал за 1952 г. получен студентом-практикантом Ю. К. Эйгелисом.

Насекомые определены Е. И. Паншиной и А. С. Данилевским, за что авторы выражают им свою глубокую благодарность.

Авторы очень признательны также А. С. Мальчевскому, который, кроме предоставленного в распоряжение авторов материала по питанию птенцов сойки, оказывал им постоянную помощь в работе своими весьма ценными советами и указаниями.

4. Качественный состав корма

В табл. 1 показан состав корма птенцов сойки в Савальском лесничестве за летний период 1951 и 1952 годов.

Как видно из таблицы, преобладающее место по количеству съеденных экземпляров животных занимают насекомые (701). В меньшем количестве встречаются пауки (189) и моллюски (14). Позвоночные не представлены в таблице, хотя, как уже ранее упоминалось, в небольшом количестве они также встречались. Видовой состав насекомых в корме птенцов сравнительно разнообразен. Насчитывается 45 видов — представителей семи отрядов. Однако не все они в равной мере характерны для питания птенцов. Наибольший процент встреч относится к таким видам, как сосновый шелкопряд (Dendrolimus pini L.) — 29,6%, непарный шелкопряд (Porthetria dispar L.) — 11,2%, кольчатый шелкопряд (Malacosoma neustria L.) — 8,2%, зимняя пяденица (Operophtera brumata L.) — 5,5%, дубовая листовертка (Tortrix viridana L.) — 2,9%.

Таким образом, из общего числа насекомых основным кормом сойки можно считать не более пяти-шести видов, которые встречаются почти во всех извлечениях. Всех прочих насекомых, встречи которых составляли ниже 1%, очевидно, следует рассматривать как случайную добычу. Необходимо указать, что названные выше виды насекомых в период выкармливания сойкой птенцов как в 1951 г., так и в 1952 г. не представляли редкости. В некоторых сосняках, например, и в частности на участках гнездования сойки, в 1951 г. имело место массовое размножение соснового шелкопряда. В дубовых посадках констатирована высокая численность непарного шелкопряда и дубовой листовертки. В 1952 г. отмечена высокая численность зимней пяденицы, а местами и соснового шелкопряда. Сойка питалась, следовательно, массовыми, легко доступными кормами.

Из табл. 1 видно также, что значительное место в питании сойки занимают пауки. Важно отметить, что этот вид корма в условиях Савальского лесничества характерен не только для сойки, но и для многих мелких насекомоядных птиц. Пауки в гнездовой период постоянно встречаются в рационе славок, синиц, соловьев, горихвосток и других видов, что связано, повидимому, с относительно высокой их численностью и доступностью для добывания птицами.

Сойка охотится преимущественно в кронах деревьев. Она тщательно обследует также нижние ветки и стволы деревьев; иногда разыскивает корм на земле. Добычей ее поэтому становятся различные виды насекомых в различных фазах своего развития: гусеницы, куколки, личинки и взрослые формы. Из общего числа всех полученных от птенцов насекомых (711 экз.) на долю гусениц приходится 377 экз., что составляет 53%, на долю куколок — 220 экз. (30%) и на долю взрослых форм — 114 экз. (13%). Отсюда мы видим, что гусеницы и куколки как по числу встреч, так и по объему составляли основной корм сойки в период исследований.

Растительный корм, за исключением одного небольшого плода (вид растения не определен), извлеченного 13 июня, не встречался.

Важно отметить также, что гусеницы шелкопрядов — непарного, кольчатого и соснового поедались птенцами во всех возрастах. Родители приносили и очень мелких и крупных гусениц. Первое место по количеству съеденных экземпляров и по объему занимали гусеницы и куколки соснового шелкопряда. Иногда приносились очень крупные экземпляры этого вида — 6—7,5 см длиной. Сосновый шелкопряд, встречаясь более чем в 2/3 всего количества извлечений, составлял, по существу, основной рацион птенцов сойки. Кольчатый шелкопряд в фазе гусеницы поедался сойкой, а также и другими видами насекомоядных птиц значительно хуже, чем сосновый и непарный.

Как видно из табл. 1, основная масса насекомых, поедаемых птенцами сойки, принадлежит к числу вредных. Количество полезных насекомых, уничтоженных сойкой, невелико. За все время исследований было изъято всего четыре хищные жужелицы Calosoma и 6 экз. Carabus. Из полезных позвоночных и вообще позвоночных (в табл. 1 они не приведены) за весь период исследований сойками принесено 12 птенцов мелких воробьиных птиц в возрасте от 1 до 6 дней и пять яиц. Птенцы принадлежали к следующим видам: пять — садовой овсянке, один — лесному коньку, один — серой мухоловке. Принадлежность остальных определить не удалось, так как они были сильно раздроблены. Яйца принадлежали садовой и обыкновенной овсянкам, черному дрозду, соловью и горлице.

Таблица 1

Состав корма гнездовых птенцов сойки в Савальском лесничестве за летний период 1951 и 1952 гг.

№ п п	Наименование корма	Общее число экз. данного корма	Колич. экз. в разных фазах развития			Число извлечений, в которых встречался данный корм	% встреч данного корма от общего колич. извлечений
			гусеницы	куколки	бабочки		
	Насекомые (Insecta)						
	I. Чешуекрылые (Lepidoptera) — 643 экз.						
1	Сосновый шелкопряд (Dendrolimus pini L.)	255	144	111	—	235	29,6
2	Непарный шелкопряд (Porthetria dispar L.)	97	60	36	1	73	11,2
3	Кольчатый шелкопряд (Malacosoma neustria L.)	71	22	47	2	35	8,2
4	Зимняя пяденица (Operophtera brumata L.)	48	48	—	—	17	5,5
5	Дубовая листовертка (Tortrix viridana L.)	25	1	13	11	13	2,9
6	Calymnia sp.	19	19	—	—	9	2,2
7	Дубовая хохлатка (Notodonta trepida Esp.)	16	16	—	—	11	1,8
8	Pandemis sp.	16	13	3		9	1,8
9	P. ribeana Hb.	13	10	3	—	5	1,5
10	Мнемозин (Parnassius mnemosyne L.)	9		—	9	5	1,0
11	Cacoecia xylosteana L.	6	4	2	—	5	0,6
12	Pandemis sorbiana Hb.	5	5	—	—	2	0,5
13	P. heparana Schiff.	4	4	—	—	2	0,4
14	Сосновая совка (Panolis flammea Schiff.)	2	2			2	0,2
15	Тополевая пяденица-шелкопряд (Biston strataria Hufn.)	1	1	—	—	1	0,1
16	B. hispidaria F.	1	1			1	0,1
17	Совковидка (Cymatophora sp.)	1	1	—	—	1	0,1
18	Scopelosoma satellitium L. . .	1	1	—	—	1	0,1
19	Thaeniocampa pulverulenta Esp.	2	2	—	—	2	0,2
20	Прочие чешуекрылые (Lepidoptera)	51	23	5	23	32	5,9
	II. Жесткокрылые (Coleoptera) — 25 экз.						
21	Майский хрущ восточный (Melolontha hippocastani F.)	6	—	—	6	5	0,6
22	Carabus marginalis F.	4	—	—	4	3	0,4
23	Calosoma sp.	2	—	—	2	1	0,2
24	Xylodrepa quadripunctata L.. .	2	—	—	2	1	0,2
25	Красотел пахучий (Calosoma sycophanta L.)	1	—	—	1	1	0,1
26	Красотел бронзовый (C. inquisitor L.)	1	—	—	1	1	0,1
27	Хрущ июньский (Amphimallon solstitialis L.)	1		—	1	1	0,1
28	Усач полевой (Dorcadion sp.)	1	—	—	1	1	0,1
29	Otiorrhynchus sp.	1	—	—	1	1	0,1
30	Щелкун (Elateridae sp.) . . .	1	—	—	1	1	0,1
31	Toxotus cursor L.	1	—	—	1	1	0,1
32	Прочие жесткокрылые (Coleoptera)	4	—		4	2	0,4

№ п/п	Наименование корма	Общее число экз. данного корма	Колич. экз. в разных фазах развития: гусеницы	куколки	бабочки	Число извлечений, в которых встречался данный корм	% встреч данного корма от общего колич. извлечений
	III. Прыгающие прямокрылые (Orthoptera) — 14 экз.						
33	Бескрылая кобылка (Podisma pedestris L.)	8	—	—	8	6	0,8
34	Кузнечик зеленый обыкновенный (Tettigonia viridissima L.)	2	—	—	2	2	0,2
35	Pholydoptera sp.	1	—	—	1	1	0,1
36	Скачок (Metrioptera sp.)	1	—	—	1	1	0,1
37	Скакун серый (Decticus verrucivorus L.)	1	—	—	1	1	0,1
38	Дыбка (Saga pedo Pall.)	1	—	—	1	1	0,1
	IV. Двукрылые (Diptera) — 17 экз.						
39	Ктыри (Asilidae sp.)	11	—	—	11	3	1,2
40	Овод бычий (Hypoderma bovis L.)	1	—	—	1	1	0,1
41	Прочие двукрылые (Diptera)	5	—	—	5	4	0,5
	V. Перепончатокрылые (Hymenoptera) — 8 экз.						
42	Croesis septentrionalis L.	5	—	—	5	3	0,5
43	Рыжий лесной муравей (Formica rufa L.)	3	—	—	3	1	0,3
	VI. Стрекозы (Odonata) — 2 экз.						
44	Не определенные представители	2	—	—	2	2	0,2
	VII. Полужесткокрылые (Hemiptera) — 2 экз.						
45	Ligaeidae sp.	2	—	—	2	2	0,2
	Паукообразные (Arachnoidea)						
	VIII. Пауки (Araneina) — 189 экз.						
46	Свыше 20 видов	189	—	—	189	114	21,9
	Брюхоногие моллюски (Gastropoda)						
	IX. Легочные (Pulmonata) — 14 экз.						
47	Не определенные представители	14	—	—	14	9	1,6

5. Характер корма птенцов в зависимости от возраста

Большой интерес представляет вопрос о качественном составе корма в зависимости от возраста птенцов. Известно, что некоторые виды насекомоядных птиц выкармливают своих птенцов в самом младшем возрасте иной пищей, чем та, которую они обычно приносят им в более старшем возрасте (Промптов и Лукина, 1938). У птенцов сойки, по нашим наблюдениям, это не имеет места. От 1-дневных птенцов и даже от птенцов более раннего возраста (3 часа спустя после вылупления) мы извлекали тот же самый довольно грубый корм, что и от птенцов старшего возраста (на 16—17-й день их постэмбрионального развития). Состав корма птенцов в зависимости от возраста отображает табл. 2 (в ней приведены те представители беспозвоночных, которые занимают в рационе более 1%).

Из табл. 2 видно, что сосновый шелкопряд входил в рацион птенцов, начиная с первых часов их гнездовой жизни, и встречался затем на протяжении всего периода нахождения птенцов в гнезде. Столь же регулярно встречались паукообразные. Зимняя пяденица встречалась в рационе птенцов только до 7-дневного возраста. Позднее родители не приносили ее, так как имевшийся близ места гнездования сойки очаг зимней пяденицы был ликвидирован птицами до окончания гнездового периода и этих гусениц сойки больше не находили. Прочие немассовые виды насекомых и других беспозвоночных, встречавшиеся в рационе птенцов в небольшом количестве, также поедались ими в любом возрасте. Они встречались в пище птенцов и младшего и старшего возраста.

Питание птенцов сойки сравнительно однообразным по составу кормом носило регулярный характер. Бывали дни, когда некоторые пары родителей приносили птенцам исключительно один и тот же вид корма. Так, например, пара соек, гнездившаяся в мелколесье рядом с дубовой и сосновой посадками, 6 июля 1951 г. за 5 час. наблюдений (с 6 до 11 час. утра) принесла своим пятерым птенцам 13 крупных гусениц и куколок непарного шелкопряда, 10 тоже крупных гусениц и куколок соснового шелкопряда и 13 пауков. На другой день, 7 июля, та же пара соек с 6 до 11 час. утра принесла 17 крупных гусениц и куколок соснового шелкопряда, восемь куколок непарного шелкопряда и трех пауков. Возможность выкармливать птенцов таким сравнительно однообразным по составу кормом, надо полагать, определяется двумя моментами: 1) обилием корма, 2) его доступностью для добывания. Существенное значение при этом имеет смена фаз развития насекомых. При смене фаз развития насекомых в лесу, естественно, качественный состав корма птенцов меняется.

Остановимся на характере выкармливания птенцов сойки в зависимости от их возраста.

В первые дни после вылупления птенцы получали корм весьма маленькими порциями. Приносимые насекомые при этом были сильно деформированы, куколки и гусеницы разорваны на куски. Начиная с 4—5-дневного возраста птенцы получали небольшое количество камешков или кусочков кирпича, игравших, очевидно, роль гастролитов. Наиболее крупные кусочки кирпича, извлеченные вместе с пищей, достигали величины горошины. Вместе с ростом птенцов заметно увеличивались и размеры поедаемых насекомых. Гусеницы и куколки средних размеров (3—4 см длиной) давались целиком начиная с 7—8-дневного возраста. Позже, в возрасте 9—10 дней, птенцы получали гусениц длиной до 7 см. Однако следует указать, что между птенцами, сидящими в одном гнезде, хотя и разновоз-

Таблица [illegible]

Состав корма гнездовых птенцов сойки в Савальском лесничестве за летний период 1951 и 1952 гг. в зависимости от возраста

№ п/п	Наименование корма	Возраст птенцов в днях													
		0–1	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
		[illegible]													
1	Сосновый шелкопряд (Dendrolimus pini L.)	1	1	[illegible]	[illegible]	7	11	11	20	18	[illegible]	[illegible]	[illegible]	27	[illegible]
2	Представители отряда пауков (Araneae)	—	—	7	16	8	12	15	12	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	
3	Непарный шелкопряд (Porthetria dispar L.)	—	—	—	2	—	7	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
4	Кольчатый шелкопряд (Malacosoma neustria L.)	—	—	—	[illegible]	[illegible]	7	[illegible]	—	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]		[illegible]
5	Зимняя пяденица (Operophtera brumata L.)	[illegible]	—	[illegible]	[illegible]	10	1	—	—	—	—	—	—	—	—
6	Дубовая листовертка (Tortrix viridana L.)	—	—	2	5	6	4	3	—	—	—	—	—	[illegible]	
7	Calymnia sp.	—	—	7	—	8	—	—	—	—	—	—	—	[illegible]	—
8	Дубовая хохлатка (Notodonta trepida Esp.)	1	—	—	—	—	—	[illegible]	—	—	[illegible]	—	[illegible]	[illegible]	
9	Pandemis sp.	[illegible]	—	[illegible]	—	—	[illegible]	—	—	—				—	—
10	Представители отряда легочных моллюсков (Pulmonata)	—	—	—	—	—	2	2	2	2	—	—	[illegible]	[illegible]	—
11	Pandemis ribeana Hb.	—	—	2	—	11	1	—	—	—	—	—	—		—
12	Мнемозина (Parnassius mnemosyne L.)		—	1	1	5	—	—	—	—	1	—	[illegible]	—	—
13	Майский хрущ восточный (Melolontha hippocastani F.)	—	—	—	—	—	[illegible]	[illegible]	—	—	—	—	[illegible]	—	
	Колич. извлечений по каждому возрасту	5	7	33	46	21	27	22	25	42	18	74	33	[illegible]	[illegible]

растными (разница в возрасте их достигает иногда 2—3 дней), родители не делали различий. Птенцы получали сравнительно одинаковых по размерам насекомых. То же самое можно сказать и о питании позвоночными. Птенцы сойки с 2- до 7-дневного возраста получали только мелкие кусочки мяса без костей. Позднее им скармливались более крупные куски вместе с костями, а иногда и целые птенчики мелких воробьиных птиц, если они не были еще оперены.

Суточная активность соек в период выкармливания птенцов, по нашим наблюдениям, составляет 15 час. Обычно родители начинают кормление с 5 час. утра и заканчивают его в 8 час. вечера. Однако отмечались также случаи, когда в 4 часа утра птенцы оказывались уже накормленными. Последние прилеты отмечались всегда примерно в одно время, не ранее 8 час. вечера. Интенсивность кормления в утренние и в вечерние часы выше, нежели днем. В зависимости от возраста птенцов частота прилетов родителей к гнезду с кормом варьирует. Первый прилет отмечен спустя 3 часа после вылупления птенцов. Второй прилет с кормом был отмечен ровно через 2 часа после первого. В течение первых 2 дней птенцы кормились вообще очень редко. Перерывы между кормлениями составляли в среднем 3—4 часа. Но уже на 3-й день гнездовой жизни птенцов картина резко изменялась. Количество прилетов значительно увеличилось. Так, например, к одному из гнезд, в котором находилось семь 3-дневных птенцов, за период с 4 час. утра до 1 часа дня парой родителей было совершено 11 прилетов с кормом: первый раз в 4 часа утра, а затем последовательно в 5 ч. 20 м., 5 ч. 40 м., 6 ч. 20 м., 7 ч. 20 м., 7 ч. 40 м., 9 ч. 00 м., 10 ч. 00 м., 11 ч. 20 м., 11 ч. 40 м., 12 ч. 20 м. При этом за один прилет родители кормили иногда 4—5 птенцов, находившихся в гнезде, тогда как птенцов более старшего возраста они обыкновенно кормят не более трех за один прилет. Перед вылетом птенцов из гнезда, на 15—16-й день их пребывания в гнезде, частота кормления снижается. Родители подлетали к гнезду не чаще чем через 2—2,5 часа. Однако величина приносимой порции корма при этом не уменьшалась, а увеличивалась. Вес наиболее крупных порций корма составлял для каждого птенца 3,2—3,3 грамма.

Таким образом, частота прилета родителей к птенцам с кормом и количество приносимой пищи существенно зависят от возраста птенцов.

Выводы

1. В условиях Савальского лесного массива, состоящего из искусственных, преимущественно сосновых и дубовых насаждений, периодически повреждаемых массовыми вредителями, сойка является полезной птицей. Основу ее питания в гнездовой период составляет животная пища, главным образом вредные массовые насекомые. Отрицательная деятельность сойки, заключающаяся в разорении гнезд мелких лесных птиц, носит нерегулярный характер и поэтому не дает права считать ее безразличной, а тем более — вредной птицей.

2. В силу вышесказанного сойка заслуживает самого бережного отношения и охраны. Являясь активным истребителем таких опасных вредителей, как шелкопряды, гусеницы которых уничтожаются лишь весьма ограниченным числом видов птиц, и будучи сравнительно нетребовательной к условиям гнездования, сойка должна стать объектом привлечения в очаги массового размножения непарного и особенно соснового шелкопрядов.

3. Одним из важных условий успешного гнездования сойки является наличие в чистых сосновых и дубовых насаждениях кустарникового подлеска. Введением бузины в чистые сосновые культуры, например в степных лесничествах Воронежской области, надо полагать, можно будет добиться успешного заселения их сойкой.

Литература

Благосклонов К. Н., 1949. Охрана и привлечение птиц, полезных в сельском хозяйстве, Учпедгиз, М.

Кайгородов Д. Н., 1923. Из царства пернатых (СПб., 1899), Госиздат.

Мальчевский А. С. и Кадочников Н. П., 1953. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 2.

Пачоский И. К., 1909. Материалы по вопросу о сельскохозяйственном значении птиц, Херсон.

Померанцев Д. В., 1939. Вредные насекомые и меры борьбы с ними в лесах и лесных полосах юго-востока Европейской части СССР, Ростиздат.

Промптов А. Н. и Лукина Е. В., 1938. Опыты по изучению биологии и питания большой синицы (Parus major L.) в гнездовой период, Зоол. журн., т. XVII, вып. 5.

Стаханов В. С., 1928. К изучению питания сойки (garrulus glandarius L.), Защита раст. от вредителей, Л.

Формозов А. Н., Осмоловская В. И., Благосклонов К. Н., 1950. Птицы и вредители леса, изд. МОИП, 19.

Rörig G., 1903. Untersuchungen über die Nahrung unserer heimischen Vögel, mit besonderer Berücksichtigung der Tag- und Nachtraubvögel. Arb. aus der Biol. Abt. f. Land- und Forstwirtschaft, Bd. IV, Hft. 1, Berlin.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

К БИОЛОГИИ КЕДРОВОК ЮЖНОГО ПРИБАЙКАЛЬЯ

Н. Ф. РЕЙМЕРС

Биологический сектор Восточно-Сибирского филиала АН СССР

Введение

Кедровки многочисленны и играют немалую роль в распространении семян кедра. Особенно тщательному изучению подверглись тонкоклювые кедровки (Nucifraga caryocatactes macrorhynchos Brehm), которые более всех подвидов заслуживают названия «кедровок». Этот подвид на Урале изучали Д. И. Бибиков (1948) и в самое последнее время С. В. Кириков (1952). Начало детальному изучению прибайкальских кедровок положили работы В. Н. Ермолаева и В. Н. Скалона (1937), В. Н. Скалона и П. П. Тарасова (1941). Некоторые данные были недавно опубликованы нами (Реймерс, 1953). Однако кедровки изучены все же недостаточно.

Общие замечания

В Прибайкалье до сих пор не найдено гнезд кедровок. Высказывались лишь предположения, что кедровки выводят птенцов у границы древесной растительности (Скалон и Тарасов, 1941). Местные охотники тоже не находят гнезд.

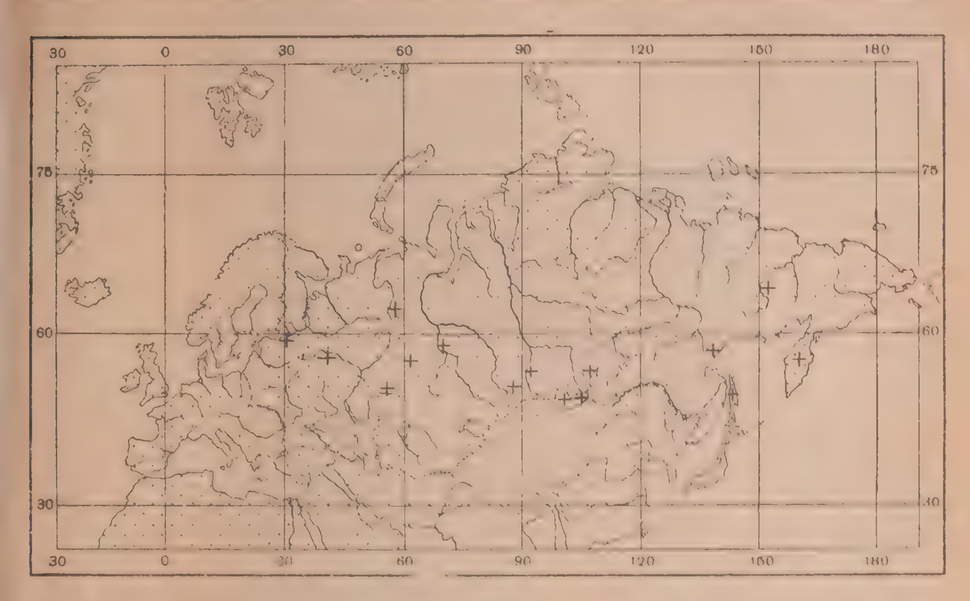
Зимой 1952 г. мы имели возможность изучить коллекции кедровок Зоологического института АН СССР и Зоологического музея МГУ[1]. В обоих учреждениях хранится около 750 экз. кедровок различных подвидов. Из них около трех десятков молодых птиц (juv. и sub. ad.). Места добычи слетков мы нанесли на прилагаемую карту. Повидимому, кедровки гнездятся почти повсеместно, предпочитая в Восточной Сибири гористые районы (см. рисунок).

В очень подробной статье Д. И. Бибикова (1948) приводится сравнение длины клювов у ореховок из разных районов СССР. По данным, приведенным этим автором, средняя длина клюва кедровок одного подвида, но из разных районов зачастую отличается больше, чем длина клюва разных подвидов. Однако мы полагаем, что не следует делать выводов о малом различии подвидов кедровок по длине клювов. В табл. 1 мы сравниваем длину клюва кедровок подвидов N. c. rotschildi и N. c. kamschatkensis, а также уральских тонкоклювых кедровок с длиной клюва прибайкальских кедровок, которые охарактеризованы в табл. 2. Совершенно очевидно, что отличия кедровок разных подвидов больше, чем птиц одного подвида,

---

[1] Искренне благодарю всех, кто помощью и дружескими советами помог мне в работе.

но из различных местностей. Отличие уральских кедровок от прибайкальских недостоверно, в то время как различие между подвидами вполне достоверно. Достоверно различие по длине клюва и между



Места добычи молодых экземпляров кедровок (juv. и sub. ad.) (отмечены плюсами)

кедровками N. c. rotschildi и N. c. kamschatkensis (m. diff. для обоих полов =3). В больших сериях для установления подвидового различия, повидимому, можно пользоваться измерениями, обработанными вариационно-статистическим методом.

Таблица 1

Сравнение длины клюва кедровок из разных районов СССР

Подвид	Район	Пол	Длина клюва в мм (от переднего края ноздри)					Достоверность отличия от кедровок того же пола южного Прибайкалья $\left(\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}\right)$
			мин. и макс. величины	Средн. величина (M)	Наиболее часто повторяющееся значение (M_0)	Вероятная ошибка средн. величины (m)	Число измеренных экз. (n)	
Nucifraga caryocatactes rotschildi	Семиречье, Тянь-Шань	Самцы	30—39	36,1	36	±0,3	44	9,3
		Самки	31—39	35,1	34	±0,2	39	8,7
N. c. kamschatkensis	Камчатка, Курильские о-ва, Анадырь	Самцы	34—39	37,6	37	[illegible]	11	6,[illegible]
		Самки	35—40	36,6	38	±0,5	8	3,3
N. c. macrorhynchos	Урал, Печеро-Илычский заповедник, Кондо-Сосвинский заповедник	Самцы	32—50	42,2	40,5	±0,5	50	0,7
		Самки	33—45	39,8	41,5	[illegible]	48	[illegible]

За 2 года работы в предгорьях Восточных Саян и горах Хамар-Дабан нам удалось добыть 86 кедровок. Пол определен у 80 птиц, из которых было 49 самцов и 31 самка. В табл. 2 приводятся результаты взвешивания и измерения добытых нами кедровок. Как явствует из этой таблицы, самцы имеют более длинный, чем самки, клюв и несколько тяжелее их. Такое отличие полов характерно для всего подвида. Достоверность различия длины клювов измеренных нами самцов и самок кедровок с Урала, из Печоро-Илычского и Кондо-Сосвинского заповедников оказалась равной четырем (измерено 50 самцов и 48 самок). На больший вес самцов указывал Д. И. Бибиков (1948). Высота клюва у самцов и самок одинакова. Имеющееся отличие средних величин недостоверно.

Таблица 2

Отличия полов у кедровок южного Прибайкалья

Измерения	Длина клюва от переднего края ноздри в мм		Высота клюва на уровне ноздри в мм		Вес в г	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Мин. и макс. величины	33—49	35—41	12,9—15,3	12,9—14,6	137—196	140—188
Средн. величина (M_1, M_2)	41,7	38,6	14,32	14,12	170,8	162,0
Наиболее часто повторяющееся значение (M_0)	41,5	38	—	—	171	158
Вероятная ошибка средней величины (m_1, m_2)	±0,5	±0,4	± 0,09	± 0,13	± 1,4	± 2,6
Достоверность различия средних величин $\left(\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}\right)$	5,1		1, (3)		3,03	
Число измеренных экз.	34	16	29	18	49	31

Миграции тонкоклювых кедровок — интересная черта биологии этого подвида. Выселения кедровок за последние 30 лет наблюдались в 1922, 1924, 1929, 1930, 1933, 1944, 1948 гг. (Формозов, 1933). Связь миграций кедровок с урожаем хвойных пород несомненна. Кроме общеизвестных грандиозных выселений кедровок, наблюдаются миграции другого рода. На берегу оз. Байкал, у села Лиственичного, близ истоков р. Ангары в августе можно наблюдать кедровок, стремящихся на юго-запад в кедровники Хамар-Дабана и Восточных Саян. Такой же поток наблюдается в окрестностях г. Слюдянки в июле. Эти переселения не всегда одинаково интенсивны. Причина особенно сильных из них, по всей вероятности, та, что на севере урожайные годы кедра бывают значительно реже, чем на юге (Попов, 1939; Данилов, 1950). Последний из авторов приводит очень показательные данные, иллюстрирующие сказанное (табл. 3).

Таблица 3

Части ареала	Средний процент сообщений о хорошем урожае	Длина интервалов между хорошими урожаями (в годах)
К северу от широты 60°	7	14
К югу от широты 60°	19	5

Во время таких перелетов охотники привлекают стаи кедровок криком, и любопытные птицы становятся легкой добычей.

Питание кедровок южного Прибайкалья

До настоящего времени опубликован анализ 75 желудков прибайкальских кедровок (Ермолаев и Скалон, 1937; Реймерс, 1953). В табл. 4 мы приводим[2] результаты анализа 56 желудков птиц, добытых осенью 1952 г. в предгорьях Восточных Саян (бассейн р. Малой Белой), в горах Хамар-Дабан и в урочище Большая Глубокая (85 км от г. Иркутска). Условия в указанных районах сравнительно схожи. В предгорьях

Таблица 4

Результаты анализа 56 желудков кедровок (август—сентябрь)

Вид пищи	Колич. проанализированных желудков	Частота встреч, в %	Наибольшее колич. экз. в одном желудке	Примечания
Растительная пища				
Кедровые орехи	56	100	10	Равномерно в течение всего периода наблюдений, целые и раздробленные ядра
Прочая растительная пища	23	40,1	—	
В том числе семена:				
Rubus saxatilis L.	20	35,7	26	Равномерно в течение всего периода наблюдений
Rosa sp.	6	10,7	24	Все находки в сентябре
Sambucus racemosa L.	2	3,6	20	
Astragallus sp.	1	1,8	2	
Prunus sp.	1	1,8	1	
Семена, ближе не определенные	1	1,8	5	
Животная пища				
Насекомые и не поддающиеся определению остатки хитиновых покровов	18	32,1	—	Все находки насекомых в августе
В том числе остатки:				
Monochamus sp.	12	21,4	2—3	
M. sutor L.	1	1,8	1	
Criocephalus rusticus L.	1	1,8	1	
Dioryctria abietella Schiff. (личинка)	2	3,6	2	
Жужелица крупная	1	1,8	1	
Крупный долгоносик	2	3,6	1—2	
Жук-навозник	1	1,8	1	
Хитиновые покровы, не поддающиеся определению	6	10,7	—	Повидимому, мелкие Diptera
Пауки	1	1,8	1	
Млекопитающие	3	5,3	—	
В том числе:				
Clethryonomys sp.	2	3,6	1	Остатки шкурок и кости
Неорганические включения	24	42,8	14	Равномерно в течение всего периода наблюдений, мелкие камни

[2] Я сердечно благодарен М. Г. Попову за содействие в определении семян растений и А. С. Рожкову и Г. О. Гольто за помощь в составлении таблицы.

Саян и в Большой Глубокой имеются кедровые леса с примесью сосны и пихты, в Хамар-Дабане — кедрово-пихтовый лес. Везде есть значительные площади гарей или участков, уничтоженных сибирским шелкопрядом. Как видно из табл. 4, основная осенняя пища кедровок в Прибайкалье — кедровые орехи. Охотно поедают кедровки ягоды костяники (Rubus saxatilis L.) Насекомые попадаются в желудках значительно реже растительного корма и чаще всего единичны. В 1952 г. в районе наших работ шишки кедра были сильно повреждены шишковой огневкой (Dioryctria abietella Shiff.). По крайней мере, в двух третях шишек можно было обнаружить по две-три гусеницы этой бабочки. Несмотря на это, в желудках кедровок эти гусеницы попались лишь дважды. Пауки, несомненно, случайная пища кедровок.

Млекопитающие встречаются в желудках кедровок редко, но регулярно. В желудках 30 кедровок, добытых в прошлом году, млекопитающие были обнаружены дважды. Бурундуки и пищухи моментально прячутся при появлении кедровок и поднимают тревожный крик. Однажды нам пришлось наблюдать, как кедровка преследовала кукшу.

Мнение, что кедровка «вредитель белки» (Погудин, 1927; неизвестный автор, «Кедровка — вредитель белки», 1928), едва ли имеет достаточно веское основание. Не приходилось нам наблюдать и повреждения кедровками озими шишек, на что указывал неизвестный автор в работе «О пользе и вреде кедровки» (1926).

Выводы

1. Кедровки гнездятся повсеместно, предпочитая, однако, в Восточной Сибири горные районы. Редкость нахождения гнезд — результат умения птиц скрываться.

2. Самцы тонкоклювых кедровок несколько тяжелее самок и имеют более длинный клюв. Толщина клюва у обоих полов одинакова.

3. Кроме выселений, для тонкоклювых кедровок можно отметить миграции внутри ареала, связанные с поисками корма.

4. Тонкоклювые кедровки — монолитный подвид, легко отличимый по длине клюва от других подвидов.

5. N. c. macrorhynchos прочно связана с растительным кормом и особенно с кедром. Насекомые и позвоночные — обязательные компоненты корма кедровок, но поедаются птицами сравнительно редко.

Литература

Бибиков Д. И., 1948. К экологии кедровки, Тр. Печоро-Илычского заповедника, вып. IV, ч. 2.

Данилов Д. Н., 1950. Географическое размещение урожаев семян хвойных пород в связи с условиями среды, Пробл. физ. географ., XV.

Ермолаев В. Н. и Скалон В. Н., 1937. К изучению хозяйственного значения кедровки, Природа, № 2.

Кедровка — вредитель белки, 1928. Охотник и рыбак Сибири, № 3, Новосибирск.

Кириков С. В., 1952. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала, Изд-во АН СССР, М.

О пользе и вреде кедровки, 1926. Охотник и пушник Сибири, № 12, Ново-Николаевск.

Погудин А., 1927. К биологии белки и кедровки, Охотник и пушник Сибири, № 6, Новосибирск.

Попов В. В., 1939. Орехопроизводительность кедровников Сибири, Лесн. хоз-во, № 3.

Реймерс Н. Ф., 1953. Питание кедровок и их роль в распространении кедра в горах Хамар-Дабана, Лесн. хоз-во, № 1.

Скалон В. Н. и Тарасов П. П., 1941. О роли кедра в жизни таежных зверей и птиц, Уч. зап. Монгольск. гос. ун-та им. Чойбалсана, т. II, вып. 3, Улан-Батор.

Федосеев Гр., 1951. Мы идем по Восточному Саяну, Новосибирск.

Формозов А. Н., 1933. Урожай кедровых орехов, налеты в Европу сибирской кедровки и колебания численности белки, Бюлл. Н.-иссл. ин-та зоол. МГУ.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕРДЦА У РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП МЛЕКОПИТАЮЩИХ[1]

В. Н. ЖЕДЕНОВ

Кафедра нормальной и сравнительной анатомии ветеринарного факультета Одесского сельскохозяйственного института

Рассматривая сердце в целом у различных отрядов и групп среди обширного класса млекопитающих в свете его сравнительно-анатомической и эмбриологической характеристики, можно видеть большое разнообразие его форм и положения в грудной полости, равно как эмбрионального развития, несмотря на единый исходный, общий план строения.

Указанное объясняется в основном типом общей организации животных, стоящих на различных ступенях эволюционного развития (от примитивных — однопроходных до высокоорганизованных — приматов), а также приспособлением животных к различным условиям жизни (различные четвероногие — бегающие, роющие, плавающие, летающие и т. д.).

Таким образом, налицо формирующее влияние внешней среды через изменение функций в ходе истории развития.

Сердце следует рассматривать во взаимоотношениях с другими, близко связанными с ним органами и частями организма, особенно легкими и грудной клеткой с диафрагмой. Тогда будут понятнее и яснее многие особенности в его строении, объясняемые или функциональными, или топографическими зависимостями.

Своеобразие взрослого сердца, а также его эмбрионального развития у различных групп млекопитающих выражается в особенностях: 1) самой его организации, т. е. строения, 2) внешней его формы и рельефа, 3) пропорции отдельных частей и их относительных размеров (особенно соотношение левого и правого желудочков сердца), а также 4) положения в грудной полости и отношения к легким и диафрагме и 5) абсолютного и относительного размеров.

Изучение сердца в указанном аспекте имеет большое как теоретическое, так и практическое значение. Знание основных сравнительно-анатомических и эмбриологических особенностей сердца у различных групп млекопитающих в свете современных данных является совершенно необходимым для каждого биолога.

В данной статье освещены накопленные фактические данные в результате наших длительных исследований обширного сравнительно-

[1] Доложено на объединенном заседании Одесского общества анатомов, гистологов и эмбриологов и Одесской биологической секции при Доме ученых 4 мая 1953 г.

анатомического материала; в целях полноты привлечены и некоторые литературные данные. Приводимый здесь материал касается основной характеристики сердца в пределах различных групп млекопитающих [2]. Описание сердца приводится в соответствии с ранее разработанными нами общими (установочными) данными (1940—1947 гг.).

Однопроходные (утконос, ехидна). Сердце характеризуется весьма примитивными чертами организации. Это, безусловно, первичная форма сердца млекопитающих, переходная от других, более низших животных. В связи с этим оно имеет ряд весьма резких отклонений от обычного плана строения сердца высших млекопитающих: некоторая пожизненная выделенность синусного участка в правом предсердии

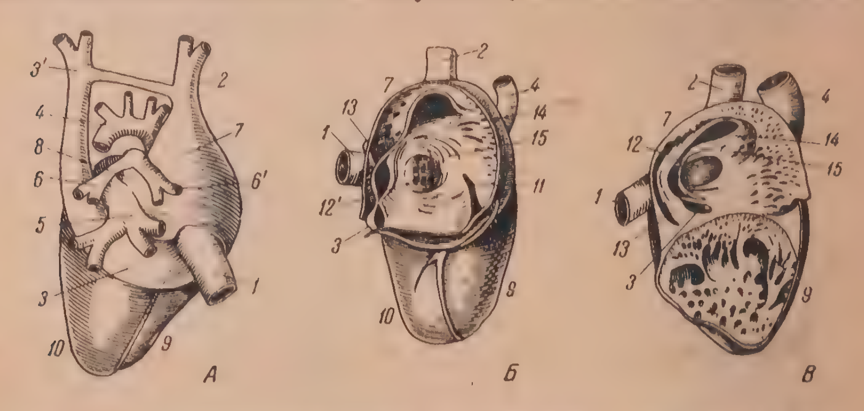


Рис. 1. Сердца низших млекопитающих: *А* — утконоса, вид сверху и сзади, *Б* — ехидны, вид справа и сзади, *В* — броненосца, вид справа, вскрыто

1 — каудальная полая вена, *2* — правая краниальная полая вена, *3* и *5'* — левая краниальная вена, *4* — аорта, *5* — легочная вена, *6* и *6'* — ветви легочной артерии, *7* — синусовая область правого предсердия, *8* — преддверие левого предсердия, *9* — правый желудочек, *10* — левый желудочек, *11* — правое предсердно-желудочковое отверстие, *12* — овальная ямка и *12'* — ее прототип (первичная перегородка предсердий), *13* — правый синусный клапан, *14* — леный синусный клапан, *15* — перегородка предсердий

с сохранением его обоих синусных клапанов (имеющих частично еще мышечный характер, а также ложную перегородку), плохо развитые ушки, наличие левой краниальной полой вены, впадение легочных вен только одним или двумя коллекторными стволами, мускульный (у ехидны — уже перепончатый) характер пристеночной створки в правом, еще двустворчатом, предсердно-желудочковом клапане, сохранение трехстворчатым левого атрио-вентрикулярного клапана, еще не дифференцированные на сосковидные мускулы и сухожильные хорды мышечные трабекулы в желудочках и др. Эмбрионально — отсутствие овального отверстия с заменой его многими прободениями в перегородке предсердий.

Одновременно с этим сердце имеет также и черты адаптивного порядка, свойственные, между прочим, в числе других и высшим группам млекопитающих: сравнительно выраженная восходящая аорта и наличие на ее дуге трех артериальных стволов (безымянная артерия, левые — общая сонная и подключичная).

Отмечается вытянутая, несколько уплощенная форма сердца при сильном развитии правого желудочка. Сравнительно пологое и рез-

---

[2] Форма сердца в целях однообразия обычно изучалась на консервированных (в 10%-ном растворе формалина) органах (можно условно сопоставить его с систолическим состоянием). Форма неконсервированного сердца (свежего), естественно, будет отличаться, что зависит также от характера смерти животного (естественная смерть, убой без обескровливания, убой с обескровливанием и т. д.).

ко асимметричное, высокое (впереди легких) положение сердца в грудной полости. Сердечная сумка не срастается с диафрагмой (рис. 1).

Сумчатые (в основном кенгуровые и сумчатые крысы). Их сердца имеют во многом значительно более прогрессивные черты строения по сравнению с однопроходными, переходные к плану строения, типичному для плацентарных: более или менее полное объединение синусного участка с правым предсердием и частичная (опоссум) или даже полная (кенгуровые) редукция синусных клапанов у взрослых, установление устьев легочных вен в их стабильном числе — четыре (оба задних объединены совместно, — опоссум) или наличие многих

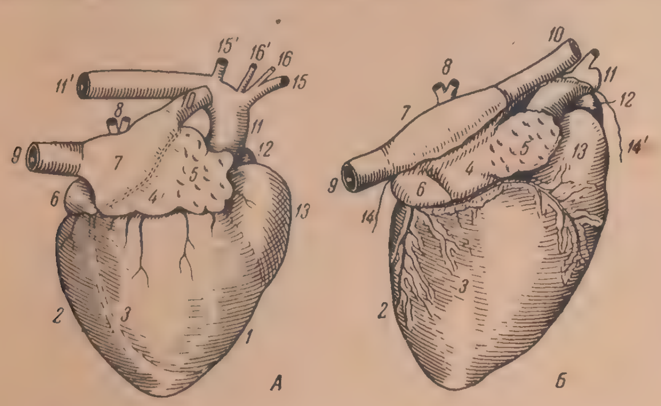


Рис. 2. Сердца низших млекопитающих: *А* — кенгуру-бенетта, *Б* — ежа, вид справа (ориг.)

1 и *2* — правый и левый желудочки, *3* — условная задняя граница между ними, *4* — собственная часть и *5* — ушко правого предсердия, *6* — левая краниальная полая вена, *7* — синусовая область, *8* — правопередние легочные вены, *9* — каудальная полая вена, *10* — правая краниальная полая вена, *11* и *11'* — аорта, *12* — легочная артерия, *13* — выводной конус правого желудочка (резко выделен), *14*, *14'* — приращение сердечной сумки, *15* и *15'* — правая и левая подключичные артерии, *16* и *16'* — правая и левая общие сонные артерии

(до шести) легочных вен (кенгуровые), хорошо выраженные ушки, типичные перепончатые правый и левый предсердно-желудочковые клапаны (трехстворчатый и двустворчатый), однако при еще нечетко выделенных створках и сосковидных мышцах и др.

В то же время оно сохраняет еще во многом свои первичные примитивные черты: отчасти обособленность у некоторых (опоссум) синусного участка в правом предсердии и частичное сохранение, особенно у молодых, синусных клапанов, наличие левой краниальной полой вены, сильная трабекулярность желудочков, суженность правого желудочка, очень резкая внешняя выделенность и обособленность выводного конуса правого желудочка, эмбрионально — отсутствие овального отверстия.

От сравнительно высокой дуги аорты отходят три ствола (наличие безымянной артерии).

У к е н г у р о в ы х сердце резко расширенно-укороченной формы, значительно уплощено, с тупой верхушкой; правый желудочек объемист, но не опускается к самой верхушке, его стенки очень тонки по сравнению с весьма мощными левого желудочка. Продольные борозды почти не обозначены. Сердце лежит мелко — в начале входной части грудной клетки (рис. 2).

Насекомоядные (в основном ежи и кроты). Их сердце еще во многом примитивно: пожизненно сохраняются нередуцированные на

всем протяжении оба синусных клапана, а также межклапанный промежуток, еще только три неразошедшихся устья легочных вен, наличие левой краниальной полой вены, резкая выделенность выводного конуса правого желудочка, ушки очень слабо развиты, очень низкое прирастание сердечной сумки и др. Во многих отношениях сердце ежа стоит ниже сердец некоторых сумчатых. Однако в остальном оно имеет план строения, уже свойственный плацентарным (наличие эмбрионально-овального отверстия и др.).

Низкая дуга аорты лежит поперек под трахеей и отдает три ствола.

Сердце ясно уплощено, овальной формы, с тупой верхушкой, правый желудочек опущен сравнительно низко, обе продольные борозды не выражены. Лежит мелко — в начале входной части грудной клетки — и асимметрично (рис. 2).

Очень резко отличается сердце у п о д з е м н о - р о ю щ и х н а с е к о м о я д н ы х (крот, землеройка): налицо чрезмерно мощное развитие сердца (в основном желудочков), выполняющего почти всю левую половину грудной полости и приводящего почти к полной или сильной редукции всего левого недолевого легкого (громадная нагрузка на сердце при рытье почвы).

Рукокрылые (летучие мыши, летучая собака). Их сердце также имеет во многом примитивные черты. Некоторые из них, однако, следует рассматривать как сохранившиеся в адаптивных целях в связи с резко отличным образом жизни (полет и висение головой вниз): наличие сильных левого и правого синусных клапанов вокруг каудальной полой вены (летучие мыши) или только правого (летучая собака), наличие левой краниальной полой вены, существование только двух створок в правом предсердно-желудочковом клапане и др. Ушки слабо развиты, наличие четырех устьев легочных вен, сильная выделенность конуса правого желудочка.

Очень низкая и поперек лежащая дуга аорты отдает два симметричных ствола (безымянные артерии).

Очень крупное сердце лежит асимметрично и прилегает к куполу диафрагмы при укороченно-расширенной и уплощенной грудной клетке. Оно овальной формы, заметно уплощено, с тупой верхушкой; правый желудочек сильный, но не широкий и оканчивается низко.

У л е т у ч е й с о б а к и сердце развито слабее, само оно у́же; от дуги аорты отходят два ствола. Левый желудочек очень силен и охватывается полумесяцем слабым правым.

Неполнозубые (в основном броненосец, муравьед). Сердце во многом построено примитивно и в этом отношении приближается к сердцу насекомоядных. У броненосца наблюдается сравнительная выделенность синусного участка с наличием почти полных синусных клапанов, имеющих мембранный характер (наличие еще межклапанного пространства), значительная обособленность преддверия левого предсердия. У муравьеда — суженность правого желудочка при очень тонких его стенках по сравнению с мощными — левого желудочка, трабекулярность в желудочках.

Однако левая краниальная полая вена у них уже не имеет места, створки в предсердно-желудочковых клапанах четко выделены и типичны, ушки хорошо развиты.

У м у р а в ь е д а сердце сильно скошено в основании, вытянуто-овальной формы, уплощено, с тупой верхушкой; правый желудочек мал и высоко поднят. Продольные борозды слабо обозначены (проходят сосуды) (рис. 3).

У л е н и в ц е в, а также я щ е р а — весьма короткое и широкое уплощенное сердце с тупоконечной верхушкой.

У трубкозубов отмечается частичное наличие правого синусного клапана, артериальный (боталлов) проток якобы долгое время остается открытым.

Грызуны (в основном зайцевые, свинковые, мышеобразные, беличьи, бобровые, дикобразовые и др.). План строения сердца в общем уже более или менее свойственный плацентарным. Однако при этом сердце еще несет некоторые примитивные черты: наличие левой краниальной полой вены, продолжительное сохранение после рождения у многих видов (кролик, морская свинка, мышь и др.) синусных клапанов, а у некоторых пожизненное сохранение их остатков (иногда видоизмененных); сильная выделенность вверх выводного конуса правого желудочка, пристенные створки предсердно-желудочковых клапанов в большинстве случаев четко не выделены.

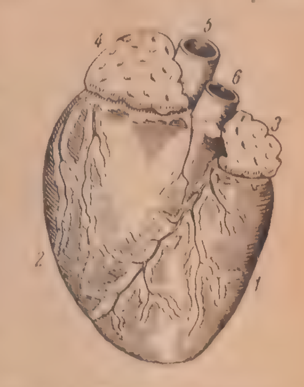


Рис. 3. Сердце муравьеда, вид спереди (ориг.)

1 и *2* — левый и правый желудочки, *3* и *4* — левое и правое ушки, *5* — аорта, *6* — легочная артерия

Наряду с этим, сердце грызунов имеет ряд интересных адаптивных черт, достигающих большой специализации: расщепление эмбрионально нижнего конца правого синусного клапана на отдаленные прототипы евстахиева и тебезиева клапанов (первый у взрослых превращается в перепончатый пах), микроскопическая рассеянность сердечной мускулатуры далеко вверх по легочным венам внутрь легких (варьирует у разных представителей) и др.

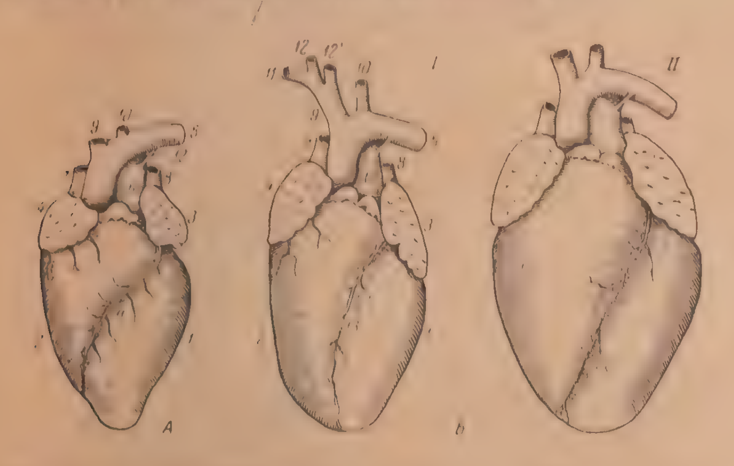


Рис. 4. Сердца двупарнорезцовых грызунов: *А* — зайца, *Б* — кроликов, вид спереди (ориг.)

I — суженный и *II* — расширенный тип сердца кролика; *1* и *2* — левый и правый желудочки, *3* и *4* — левое и правое ушки, *5* — аорта, *6* — легочная артерия, *7* и *8* — правая и левая передние полые вены, *9* — плече-головная артерия, *10* и *10'* — левая и правая подключичные артерии, *11* — передняя продольная борозда, *12* и *12'* — правая и левая общие сонные артерии

Дуга аорты, при более выраженной восходящей ее части, очень крутая с отдачей двух-трех стволов.

Форма сердца и его величина варьируют у различных представителей (например, у зайца — мощное, остроконечное, а у кролика — слабое, тупоконечное), чаще овальной формы с тупой верхушкой, при низком положении правого желудочка и выраженной сзади третьей

продольной борозде. Сердце лежит сравнительно полого, мелко — в начале входной части грудной клетки. У кроликов можно различать два типа (рис. 4).

У водных грызунов (бобры, ондатра, нутрия, морская свинка) отмечается весьма сильное развитие правого желудочка и резкая выделенность его выводного конуса.

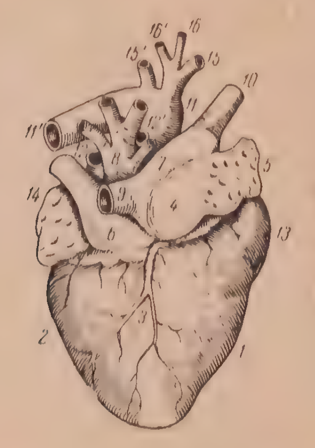


Рис. 5. Сердце дикобраза, вид сзади и справа (ориг.)

1 и *2* — правый и левый желудочки, *3* — гомолог задней продольной борозды, *4* — собственная часть правого предсердия, *5* — правое ушко, *6* — левая краниальная полая вена, *7* — синусовая область, *8* — общий ствол легочных вен, *9* — каудальная полая вена, *10* — правая краниальная полая вена, *11*, *11'* — аорта, *12*, *12'* — ветви легочной артерии, *13* — выводной конус правого желудочка (резко выделен), *14* — левое ушко, *15*, *15'* — правая и левая подключичные артерии, *16*, *16'* — правая и левая общие сонные артерии

Сердце дикобраза поражает своей примитивностью и своеобразием: выделенность синусного участка, пожизненное сохранение редуцированных синусных клапанов в области устья каудальной полой вены, один, общий ствол легочных вен и др. (рис. 5).

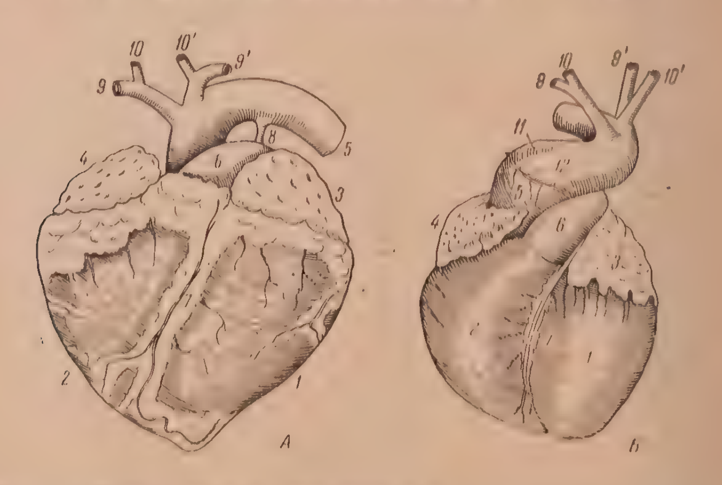


Рис. 6. Сердца водных млекопитающих: *А* — дельфина (ориг.) *Б* — гренландского тюленя (В. Жеденов и В. Лукьянова, 1951), вид спереди

1 и *2* — левый и правый желудочки, *3* и *4* — левое и правое ушки, *5* — аорта, *6* — легочная артерия, *7* — передняя продольная борозда, *8* — артериальная связка, *9* и *9'* — правая и левая подключичные артерии, *10* и *10'* — правая и левая общие сонные артерии, *11* — общее расширение восходящей аорты, *12* — линии приращения сердечной сумки

Ластоногие (в основном тюленевые). Сердце ластоногих отличается весьма большим своеобразием: более сильное развитие левого ушка сравнительно с правым, наличие очень большого венозного мешка и резко выраженного межвенного бугорка в правом предсер-

дии, наличие в левом предсердии трех типичных миокардных лакун, эмбрионально — сравнительно большое и округлое овальное отверстие со створчатым клапаном и нитями на его конце.

Кроме того, сердце имеет ряд особых, адаптивных к водному режиму (прерывающееся дыхание) признаков: очень мощное развитие правого желудочка, наличие сильной трабекулярности на внутренней поверхности обоих желудочков, образование специального мускульного сфинктера на грудном отрезке каудальной полой вены, специфическое расширение высокой восходящей аорты, а также легочной артерии.

Дуга аорты отдает три ствола.

Сердце своим основанием сильно вдавлено в легкие, и потому линия приращения сердечной сумки расположена низко. Оно весьма своеобразно по форме: очень резко уплощено, коротко, с широкой, уплощенной тупой верхушкой. Лежит плашмя на грудной кости и широко прилежит к куполу диафрагмы, с которой плотно срастается сердечной сумкой (рис. 6).

У моржа все указанные признаки выражены не столь резко, сердце менее уплощенное.

Как видно, многие из этих адаптивных признаков являются сильно специализированными, сердце же в общем довольно высоко организовано.

Китообразные. Их сердце весьма специализировано и своеобразно, как у стационарно водных животных.

Из зубатых китообразных сердце дельфина выделяется своими крайне адаптивными чертами и является весьма специализированным: левое ушко больше правого, отсутствие миокардных наслоений (лакун) на трех коллекторных стволах легочных вен, слабое и низкое развитие миокарда на деформированном венозном мешке и невыраженность межвенного бугорка в правом предсердии, своеобразное, косое, устье венечного синуса, склонность к дроблению створок предсердно-желудочковых клапанов и сосковидных мускулов, смещение в правом желудочке створки с перегородки и заднего сосковидного мускула на его боковую стенку, эмбрионально — муфтообразный с сетчатостью на конце клапан овального отверстия, очень низкое приращение сердечной сумки и др.

Сильно уплощенное сердце резко расширенно-укороченной формы с остроконечной верхушкой. Правый желудочек объемистый, оканчивается низко. Дуга аорты, при невысокой восходящей ее части, сильно искривлена, с симметричной отдачей двух стволов (левая и правая безымянные артерии).

Кроме того, сердце имеет в своем строении основные адаптивные черты к водному режиму жизни, наблюдаемые и у тюленей, однако не в столь резкой форме (рис. 6).

У кашалотовых и близких к ним сердце в своей общей форме приближается к таковому беззубых китов.

У бутылконоса отмечается преобразование в адаптивных целях в правом атрио-вентрикулярном клапане обычных трех створок эмбриона в четыре створки у взрослых (две большие и две малые), а также отсутствие сосковидных мышц.

Из беззубых китообразных сердце китов (в основном — блювал и финвал) также имеет черты сильной специализации, будучи во многом тождественным в строении в основном с таковым дельфина. Однако оно не достигает таких крайних форм: не так сильно вдавлено своим основанием в легкие, нет такой сильной трабекулярности внутренней поверхности желудочков, умеренной длины восходящая аорта и легочная артерия расширены не резко, и пр. В то же время сердце имеет своеобразные черты: левое ушко развито сильнее

правого, венозная бухта в правом предсердии сильно расширена и приподнята над предсердно-желудочковым отверстием, основания аорты и легочной артерии имеют резко выраженные трехлопастные



Рис. 7. Внутренности грудной полости 3,5-месячного плода кита-финвала (ориг.)

1 — правое легкое (целое), *1'* — его задний конец, входящий в поясничный синус, *2* — сердце (в сердечной сумке), *3* и *3'* — особые жировые разращения сердечной сумки, *4* — зобная железа, *5*, *5'* — купол диафрагмы

выбухания, эмбрионально имеется свободный, с сетчатостью на конце клапан овального отверстия, ответвление артериального протока происходит в месте деления легочной артерии, оба синусных клапана уже рано — еще у плода — совершенно исчезают.

Дуга аорты отдает три ствола (наличие безымянной артерии).

Сердце резко уплощено, сильно укорочено и расширено, правый желудочек заметно слабее и короче левого. Лежит сравнительно отвесно, снизу легких и по бокам не ограничивается ими. Сердечная сумка обложена особой жировой капсулой с разращениями и несколько сращена с диафрагмой (рис. 7).

Рис. 8. Сердце дюгоня, вид спереди

1 и *2* — левый и правый желудочки, *3* и *4* — левое и правое ушки, *5* — аорта, *6* — легочная артерия, *6'* и *6''* — ее ветви, *7* — краниальная полая вена, *8* — межжелудочковая вырезка, *9* и *9'* — правая и левая подключичные артерии, *11* — артериальная (боталлова) связка

Сиреновые (ламантин, дюгонь). Сердце очень резко подразделено на две половины, особенно верхушка, и у дюгоня производит впечатление как бы двойного (рис. 8).

У ламантина отмечается трабекулярность желудочков. Легочные вены как бы впадают в левое предсердие общим стволом. Сердечные ушки слабо развиты. Отмечается незакрытое состояние у взрослых овального отверстия и артериального протока (?), а также наличие в некоторой степени правого синусного клапана[3].

Наличие левой краниальной полой вены. От дуги аорты отходят три ствола.

---

[3] По другим авторам, отмечается наличие широкого межжелудочкового отверстия (?).

Однокопытные (лошадь, осел). Сердце высоко организовано и специализировано, как у алюрных животных, имея, однако, план строения, сравнительно типичный для плацентарных. Характерными чертами являются: хорошо развитые ушки, горизонтальное положение обеих полых вен, разграничение хорошо выраженных обоих участков синусовой области (венозного мешка и венозной бухты) сильным межвенным бугорком, наличие клапановидной заслонки при устье венечного синуса, образование специальных мощных миокардных сфинктеров при трех коллекторных устьях легочных вен (так называемых

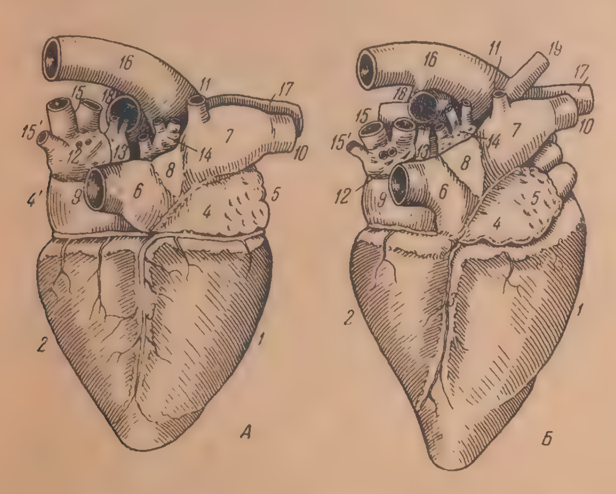


Рис. 9. Сердца лошади (*А*) и верблюда (*Б*), вид сзади (ориг.)

1 и *2* — правый и левый желудочки, *3* — задняя продольная борозда, *4* — собственная часть правого предсердия, *4'* — преддверие левого предсердия, *5* — правое ушко, *6* — каудальный участок синусовой области (венозная бухта), *7* — ее краниальный участок (венозный мешок), *8* — жир области межвенного бугорка, *9* — каудальная полая вена, *10* — краниальная полая вена, *11* — правая непарная вена, *12* — центральная, *13* — левопередняя и *14* — правопередняя лакуны левого предсердия, *15* — главные легочные вены, *15'* — сердечно-диафрагматическая вена легкого, *16* — аорта, *17* — плече-головной ствол, *18* — легочная артерия, *19* — левая подключичная артерия

лакун), мощное устье аорты сравнительно с менее сильным — легочной артерии, эмбрионально — специализация лимбуса овального отверстия в виде особого ската для направления через отверстие тока крови, сумкообразный, с сетчатостью на конце, своеобразный клапан (для его лучшего закрытия), весьма мощный артериальный (боталлов) проток. Ничтожная восходящая аорта с концентрированным отхождением стволов от ее дуги в виде одного — общего плече-головного ствола.

Мощное сердце у л о ш а д и значительно уплощено, треугольной, резко расширенно-укороченной формы, с низким положением правого объемистого желудочка и наличием остроконечной, но короткой верхушки. Левый желудочек отличается очень мощными стенками. Сердце лежит отвесно и почти симметрично в передней части резко суженной грудной полости, будучи сдавлено с боков (рис. 9).

У о с л а сердце сходно с таковым лошади, но у́же, сзади несколько вогнуто. У з е б р ы сердце более округло, с невыраженной, тупой верхушкой.

Непарнокопытные (тапир, носорог). Сердце тапира по форме и строению похоже на таковое лошади, однако оно более округло в поперечнике, с тупой, невыраженной верхушкой. Отмечается, что сердце носорога также похоже на таковое лошади.

Настоящие жвачные (полорогие, оленевые). Их сердце характеризуется в общем теми же признаками, что и сердце однокопытных, однако выраженными не в столь резкой форме. Имеет и своеобразные черты: налицо левая непарная вена, увеличивающая венечный синус, межвенный бугорок слит воедино с лимбусом овального отверстия, правый поперечный мускул сердца достигает мощного развития, в левом предсердно-желудочковом клапане нередко возникают дополнительные крупные створки (одна-две), наблюдается закономерное окостенение обоих фиброзных треугольников сердца. Эмбрионально — клапан овального отверстия длинный, муфтообразный, с сетчатостью (особенно у крупных жвачных) на конце.

У домашнего крупного рогатого скота более чем в 20% случаев наблюдается неполное закрытие овального отверстия при наличии сквозного хода.

Сердце менее развито, суженно-вытянутой формы, округлое в поперечнике, с ясно выраженной вытянутой верхушкой; правый желудочек узок и заканчивается высоко (иногда в порядке вариаций наблюдается сравнительно округленная верхушка при низком положении правого желудочка). Сзади имеется резко выраженная третья продольная борозда (рис. 10). У овец можно различать три типа (Жеденов, 1950), у коз — два (В. Морозов).

У оленевых сердце еще более суженное, правый желудочек совсем мал и заканчивается очень высоко, третья продольная борозда ясно не выражена. У северного оленя оно более напоминает таковое лошади (А. Акаевский, 1939)

Мозоленогие (верблюд). По строению сердца приближаются к крупным жвачным. Среди особенностей следует отметить: наличие правой непарной вены, в правом желудочке поперечный мускул сердца очень мощный и смещен к верхушке (часто здесь формируется сплошная перекладина), сильно выражена лопастная луковица основания легочной артерии, хрящевой правый фиброзный треугольник у основания аорты к старости окостеневает. Эмбрионально — муфтообразный, с сетчатостью на конце клапан овального отверстия. Левая подключичная артерия может подходить вторым стволом от дуги аорты.

По форме также несколько напоминает сердце крупных жвачных, но шире, заметно уплощено, с остроконечной верхушкой, сзади — ясно вогнуто; правый желудочек сравнительно объемист, оканчивается не очень низко (рис. 9). Сердце лежит почти симметрично в сильно суженной начальной части грудной полости, прилегая с обеих сторон непосредственно к реберным стенкам (Берггрин, 1934).

Нежвачные парнокопытные (свиньи, бегемот). Сердце свиней имеет строение в основном по типу копытных. Особенности: наличие левой непарной вены, наклонность к дроблению створок правого предсердно-желудочкового клапана, а также сосковидных мускулов. Левое предсердно-желудочковое отверстие может быть шире правого. Створки клапана легочной артерии имеют глубокий (занавесообразный) вид. Эмбрионально — клапан овального отверстия длинный, муфтообразный, без сетчатости. У домашних свиней — в 20% случаев — может наблюдаться неполное закрытие овального отверстия. От низкой дуги аорты левая подключичная артерия отходит самостоятельно (всего два ствола).

Сравнительно небольшое, умеренно расширенное сердце с выраженной верхушкой почти округло в поперечнике. Правый желудочек не объемист, оканчивается сравнительно высоко (рис. 10).

У бегемота сердце очень широкое и короткое, сильно уплощено при невыраженной верхушке; правый желудочек слаб — стенки

его тонки, оканчивается высоко, левый имеет весьма мощные стенки (раз в шесть-восемь толще правого). Предсердия и желудочки изнутри сильно трабекулярны, венозный мешок очень короток, устье аорты невелико. От дуги аорты отходят два ствола.

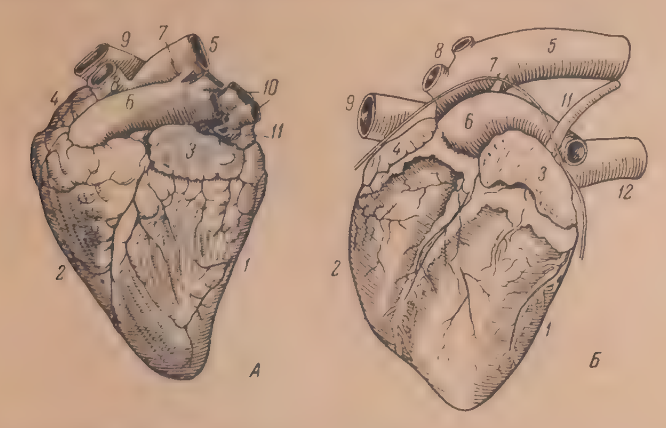


Рис. 10. Сердца крупного рогатого скота (*А*) и свиньи (*Б*) (С. Бигдан), вид спереди

1 и *2* — левый и правый желудочки, *3* и *4* — левое и правое ушки (предсердия), *5* — аорта, *6* — легочная артерия, *7* — артериальная связка, *8* — артериальные стволы дуги аорты, *9* — краниальная полая вена, *10* — легочные вены, *11* — левая непарная вена, *12* — каудальная полая вена

Хоботные (слон). В правом предсердии имеется интересное специализированное приспособление, а именно — пожизненное сохранение на всем протяжении видоизмененного левого синусного клапана, превратившегося в спиралеобразную створку (клапан), в целях, надо полагать, разграничения и направления мощных потоков крови из полых вен. Четыре устья легочных вен в левом предсердии. Наличие левой краниальной полой вены, устье которой прикрыто сверху сильной клапановидной заслонкой. Ушки сравнительно слабо развиты.



Рис. 11. Сердце слона, вид сзади

1 и *2* — правый и левый желудочки, *3* и *4* — правое и левое предсердия, *5* — легочная артерия (ее обе ветви), *6* и *6'* — аорта, *7* — краниальная полая вена, *8* — каудальная полая вена, *9* — легочные вены, *10* — полунепарная вена

Сердечная сумка прирастает к сердцу сравнительно низко (по верхнему краю предсердий). Восходящая аорта сравнительно хорошо выражена, с отдачей от дуги трех стволов (обе сонные объединены в общий ствол).

Сердце чрезвычайно мощное, огромных размеров, расширенно-укороченное, слегка уплощено, с тупой, невыраженной верхушкой; объемистый правый желудочек оканчивается высоко (рис. 11).

В сердце взрослых д а м а н о в отмечается наличие выраженного, но деформированного правого синусного клапана (евстахиева?).

Хищные (собачьи, кошачьи, куньи, медведевые, енотовые и др.). Черты сердца свидетельствуют о сравнительно высокой организации: начало объединения обоих участков синусовой области (венозного мешка и венозной бухты) в одно целое при значительной редукции

межвенного бугорка и венозного мешка (увеличение наклона впадающих полых вен), начало формирования миокардных манжет на устьях легочных вен сверху лакун (прототипы подобных антропоидов). Заметная слабость левого ушка, возможность частичного перемещения заднего сосковидного мускула в правом желудочке с перегородки на боковую стенку. Эмбрионально — клапан овального отверстия простой—створчатый. Сердце освобождено от сердечной сумки (прирастает высоко). В остальном сердце типично. Восходящая аорта невысокая, с переходом к дисперсному отхождению ветвей ее дуги (два ствола).

В то же время сердцу хищных (в частности собачьих) свойственны некоторые особенности, которые в случае их крайнего проявления можно рассматривать как до некоторой степени дефектные: например, наклонность к значительной раздробленности створок предсердно-желудочковых клапанов и сосковидных мускулов, особенно в правом желудочке.

Сравнительно большое, округло-овальной формы, сердце лишь слегка уплощено, при невыраженной, округлой верхушке; правый желудочек широк, оканчивается низко. Степень округлости сердца варьирует в различных семействах. У собак можно различать три типа (В. Лукьянова) (рис. 12 и 14).

Лежит в грудной полости заметно асимметрично, полого и сравнительно глубоко, но не сращено с куполом диафрагмы (последний уплощен).

Среди этой группы животных выделяется от остальных сердце стопоходящих хищных (барсук, енот, медведи и др.). У медведей серце в некоторых своих чертах напоминает таковое антропоидов (параллельные признаки): слабое развитие ушек, особенно левого, четыре устья легочных вен с миокардными манжетами, сравнительно высокая восходящая аорта и др. У куньих (барсук, куница, хорек) и енотовых сердце в области основания резко скошено влево. У выдры сильно выделен выводной конус правого желудочка (рис. 13).

У **долгопятов** отмечается, что сердечная сумка еще не срастается с диафрагмой.

У **полуобезьян** (лемуры) отмечается наличие левого синусного клапана (в адаптивных целях). Сердце конической формы, слегка расширенное. Сердечная сумка еще не срастается ясно с диафрагмой. Дуга аорты отдает два ствола.

Низшие узконосые обезьяны (в основном мартышки, макаки, павианы). По сравнению с остальными плацентарными и, в частности, хищными, сердце имеет черты значительно более прогрессивного развития, в целом высоко организовано и в некоторых своих частях значительно приближается к таковому человека.

Характерными признаками являются: заметная редукция левого ушка, значительное объединение обоих участков синусовой области (при сильной редукции межвенного бугорка и венозного мешка), формирование прототипов евстахиева и тебезиева клапанов, разобщение в стороны обоих каудальных стволов легочных вен и установление четырех коллекторных стволов с миокардными манжетами (при редукции самих лакун), начальная стадия смещения в правом желудочке заднего сосковидного мускула с перегородки на боковую стенку, а поперечного мускула — к его верхушке. Эмбрионально — наличие большого овального отверстия при умеренной проходимости артериального протока. Основание сердца полностью высвобождено из сердечной сумки (однако почти без образования ее типичных серозных выростов).

Сравнительно высокая восходящая аорта с крутой дугой и диспер-

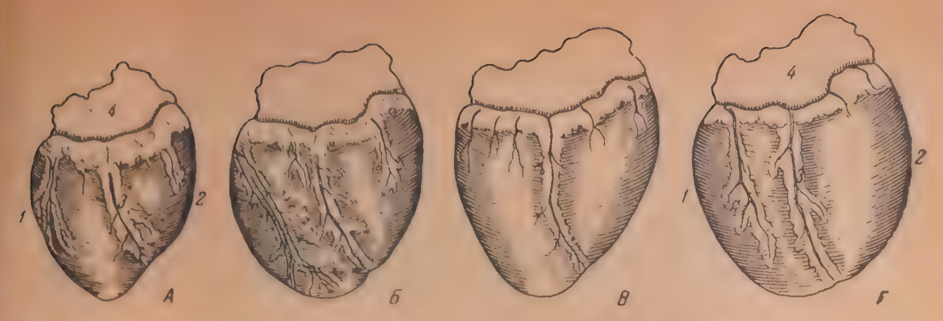


Рис. 12. Сердца собак и волка, вид сзади (В. Лукьянова)

А — овальный, *Б* — овально-шаровидный и *В* — треугольно-овальный типы сердца собаки, *Г* — шаровидный тип сердца волка; *1* — левый и *2* — правый желудочки, *3* — задняя продольная борозда, *4* — предсердия

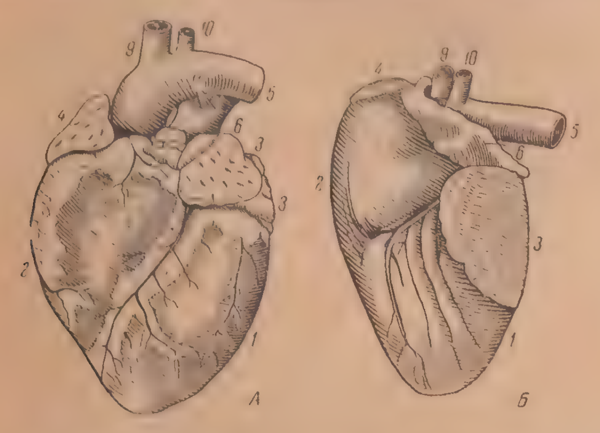


Рис. 13. Сердца хищных: *А* — бурого медведя (ориг.), *Б* — барсука, вид спереди

1 и *2* — левый и правый желудочки, *3* и *4* — левое и правое ушки, *5* — аорта, *6* — легочная артерия, *7* — передняя продольная борозда, *8* — левое предсердие, *9* — плече-головная артерия, *10* — левая подключичная артерия, *11* — артериальная связка

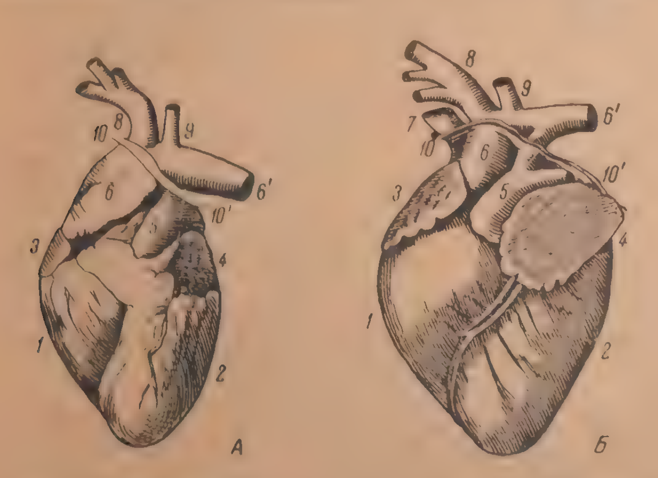


Рис. 14. Сердца хищных: *А* — тигра, *Б* — гиены, вид спереди (Симич, 1938)

1 и *2* — правый и левый желудочки, *3* и *4* — правое и левое ушки, *5* — легочная артерия, *6, 6′* — аорта, *7* — краниальная полая вена, *8* — плече-головная артерия, *9* — левая подключичная артерия, *10, 10′* — приращение перикарда

сным отхождением ее ветвей, группирующихся в два-три ствола (чаще два).

Сердце умеренной величины, расширенно-укороченное, треугольной формы, значительно уплощено, с выраженной, несколько уплощенной верхушкой. Правый желудочек значительно развит, но не захватывает верхушку. Лежит асимметрично, полого, в глубине грудной полости и граничит с куполом диафрагмы (последняя неплотно срастается с сердечной сумкой) (рис. 15).

Таким образом, переходная ступень у обезьян в организации сердца между остальными плацентарными и человеком ясно выражена.



Рис. 15. Сердце обезьяны (макак-резус), вид справа (ориг.)

1 и *2* — правый и левый желудочки, *3* — задняя продольная борозда, *4* — собственная часть и *5* — ушко правого предсердия, *6* — синусовая часть правого предсердия, *7* — каудальная полая вена, *8* — легочная артерия, *9* — пограничный желобок, *10* — краниальная полая вена, *10'* — серозный синус, *11*, *11'* — сердечная сумка (отвернута)

Антропоморфные обезьяны (шимпанзе, оранг-утан). Отмечается, что сердце близко стоит по своей организации к таковому у человека, но имеется ряд отличительных черт: резче обозначен пограничный гребень (на границе с синусовой частью) в правом предсердии, ясно выражен межвенный бугорок, клапаны каудальной полой вены (евстахиев) и венечного синуса (тебезиев) не обособлены друг от друга, овальная ямка плотно заращена, имеется некоторое отличие наджелудочкового гребня. Мембранная часть межжелудочковой перегородки не выражена; не сформирована еще полностью сплошная трабекула при выходе из правого желудочка в конус. Отличаются пропорции желудочков (их длина). Стенка левого желудочка в три-четыре раза толще правого. Нет такой сильной редукции левого ушка, как у человека. Сердечная сумка значительно сращена с сухожильной частью диафрагмы.

Сердца шимпанзе и оранг-утана несколько различаются между собой. У оранг-утана межвенный бугорок имеет более сильное ребристое развитие, нет подобия трабекулы в правом желудочке, наблюдается дугообразная форма с тупыми ровными краями правого ушка, передняя вена сердца впадает самостоятельно в правое предсердие, от дуги аорты отходят только два ствола вместо трех (животное ведет чисто древесный образ жизни).

Сердце расширенно-укороченное, овально-треугольной формы (несколько длиннее, чем у человека), уплощено, с тупой верхушкой; правый желудочек широк, но не доходит до верхушки. У оранг-утана сердце отличается своей расширенностью (рис. 16). Лежит резко асимметрично.

Сердце человека. Резко отличается от таковых плацентарных животных, в том числе и от сердца антропоморфов. Характерными особенностями в строении сердца человека являются: 1) сравнитель-

ная монолитность синусового участка правого предсердия и увеличение его объема при крутом наклоне впадающих полых вен (вторичное явление); 2) значительная редукция венозного мешка и почти полная редукция межвенного бугорка; 3) вторичное развитие нижнего конца правого синусного клапана в типичные клапаны — каудальной полой вены и венечного синуса (евстахиев и тебезиев), первый — эмбрионального, а второй — пожизненного значения и образование кнаружи от них незначительного выпячивания стенки правого предсердия; 4) сильная редукция левого ушка; 5) сильное поперечное вытягивание преддверия левого предсердия с увеличением его объема (вторичное явление); 6) расхождение в стороны обоих каудальных

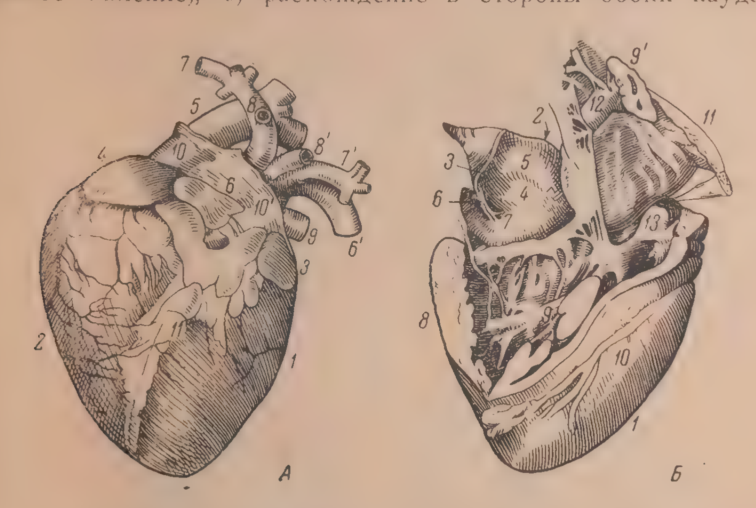


Рис. 16. Сердца антропоморфных обезьян: *А* — **оранг-утана, вид спереди,** *Б* — **шимпанзе, вид справа, вскрыто**

А: *1* и *2* — левый и правый желудочки, *3* и *4* — левое и правое ушки, *5* — легочная артерия, *6* — аорта, *7* и *7′* — правая и левая подключичные артерии, *8* и *8′* — правая и левая общие сонные артерии, *9* — каудальная полая вена, *10*, *10′* — сердечная сумка (обрезана), *11* — передняя продольная борозда. *Б*: *1* — левый желудочек, *2* — область впадения краниальной полой вены, *3* — то же каудальной полой вены, *4* — овальная ямка, *5* — межвенный бугорок, *6* — прототип евстахиева и тебезиева клапанов, *7* — устье венечного синуса, *8* — правый желудочек (обрезан), *9*, *9′* — поперечный мускул сердца (перерезан), *10* — передняя продольная борозда, *11* — конус правого желудочка (отвернут вверх), *12* — желудочково-артериальный валик, *13* — устье легочной артерии

(диафрагматических) стволов легочных вен и в итоге вторичное образование четырех коллекторных стволов, попарно сильно отставленных в стороны друг от друга (левые от правых), с развитием на них специальных миокардных манжет; 7) перемещение заднего сосковидного мускула в правом желудочке с перегородки на его смежную, боковую стенку; 8) наклонность к дроблению пристеночных створок предсердно-желудочковых клапанов, а также сосковидных мышц, особенно проявленная в правом желудочке, и образование ими, совместно с добавочными створками, различных вариантов основных створок, некоторые из которых могут рассматриваться как закономерные типы; при сильной раздробленности и деформации основных створок (особенно пристеночной в левом клапане) наблюдается дефектность клапанов; 9) формирование при выходе из правого желудочка в его конус специальной разделительной трабекулы (образование вторичного паха); 10) вторичная внешняя выделенность выводного конуса правого желудочка; 11) своеобразное топографическое положение и взаимоотношение размеров устьев аорты и легочной артерии по отношению к смежным предсердно-желудочковым отверстиям (устье аорты равно или менее

устья легочной артерии и значительно менее предсердно желудочковых отверстий); 12) наличие мембранного участка перегородки желудочков под устьем аорты (при патологических явлениях на его основе может формироваться свободный ход между желудочками сердца с нарушением кровообращения); 13) высокая, своеобразной формы, восходящая аорта при ее расширении (формирование гемодинамического резервуара), очень крутая дуга аорты с ее вторичным изломом и ниспадающая нисходящая аорта при постэмбриональном образовании специального перешейка аорты (связано с запустеванием боталлова протока); от дуги отходят три ствола; 14) смещение в большей части

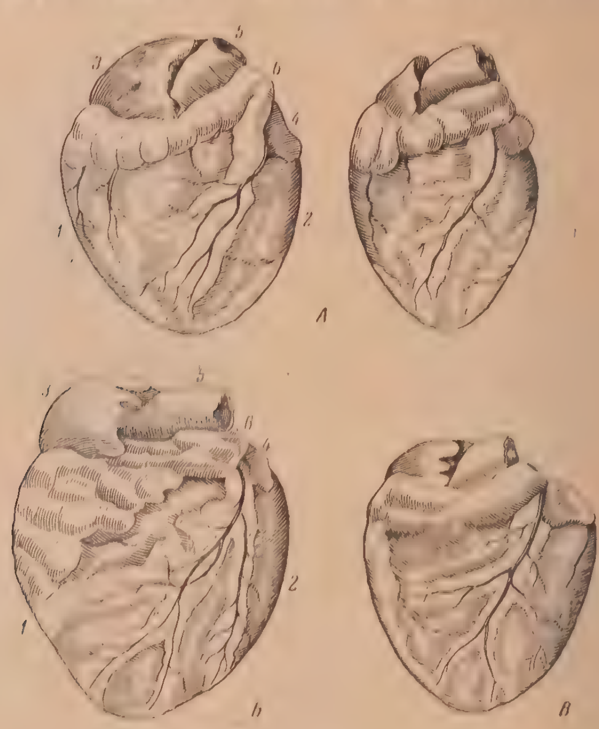


Рис. 17. Варианты формы и величины сердца человека, вид спереди (В. Пузик, 1948)

А — сердца мальчиков 11 лет, Б — сердце мужчины 20 лет, В — сердце женщины 22 лет; 1 и 2 — правый и левый желудочки, 3 и 4 — правое и левое ушки, 5 — аорта (обрезана), 6 — легочная артерия (обрезана)

случаев устьев венечных артерий сердца непосредственно на начальную часть аорты (освобождение от зависимости с обычно прикрывающими их полулунными створками); 15) относительно крупное овальное отверстие при округлой его форме и, наоборот, относительно малая проходимость артериального протока при своеобразии его формы, что при образовании специальных клапанов (при каудальной полой вене и при венечном синусе) ведет к изменению его плацентарного кровообращения в количественном и качественном отношениях; объясняет у человека более высокую ступень плацентарного кровообращения и легкость его переключения при рождении на постоянное; 16) часто неполный процесс закрытия овального отверстия и вообще замедленный процесс его заращения при очень большом проценте (около 30%, но иногда даже более) сохранения сквозного хода между предсердиями (при резко выраженных случаях с возможностью не-

которого нарушения нормального кровообращения); 17) резкое смещение к периферии линии прирашения сердечной сумки в области основания сердца и его высвобождение от нее с формированием здесь особых серозных выростов (перикардиальные синусы).

Сердце у человека укороченно-расширенной, овальной формы (ширина превосходит длину), сильно уплощено, особенно в правой половине, с уплощенной, широкой, невыраженной верхушкой (рис. 17). Правый желудочек широк, оканчивается низко. Лежит полого на грудной кости, резко асимметрично, в глубине грудной полости прямо на диафрагме, срастаясь сердечной сумкой на значительном

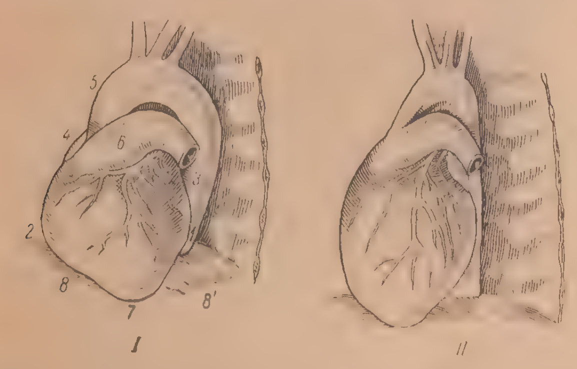


Рис. 18. Типы сердца человека в естественном положении, вид спереди (М. Недригайлова, 1923)

I — расширенно-укороченный тип сердца (широкая грудная клетка и высокое стояние диафрагмы), *II* — суженно-вытянутый тип сердца (узкая грудная клетка и низкое стояние диафрагмы); *1* и *2* — левый и правый желудочки, *3* и *4* — левое и правое ушки, *5* — аорта, *6* — легочная артерия, *7* — верхушка сердца, *8*, *8'* — купол диафрагмы

протяжении с ее куполом. Наблюдаются в индивидуальном порядке различные варианты в форме, величине, положении, а иногда и в строении (рис. 18).

Заключение

Сравнивая и сопоставляя строение сердца у различных групп млекопитающих с таковым у других классов позвоночных, начиная с примитивных — хордовых, можно видеть, несмотря на различные, иной раз весьма резкие, уклонения, специализацию, общий ход в процессе истории развития прогрессивных эволюционных преобразований сердца.

Осуществляемые под влиянием функциональных изменений, все указанные преобразования сердца по своему характеру являются приспособительными к новым возникающим условиям.

Анализируя преобразования сердца в ходе его онто-филогенеза, можно видеть направления и ход изменений его отдельных участков (Жеденов, 1939—1951).

Наиболее сложными и важными являются преобразования предсердий в связи с втягиванием в правое из них — венозного синуса, а в левое — устья первичной легочной вены.

Вхождение венозного синуса и объединение его с собственным правым предсердием сопровождаются сложными преобразованиями синусных клапанов. Примитивная форма правого предсердия с некоторой выделенностью синусного участка и пожизненным сохранением обоих синусных клапанов наблюдается у однопроходных. Это же

положение сохраняется еще у насекомоядных и среди неполнозубых (броненосцев), а также у рукокрылых, у которых его следует объяснить приспособлением к особым условиям жизни.

У всех остальных млекопитающих наблюдается частичная или чаще — полная редукция синусных клапанов при полном объединении синусного участка с правым предсердием. Пожизненное сохранение частично редуцированных синусных клапанов имеет место еще среди сумчатых (опоссумы) и среди грызунов (дикобраз), у большей части которых они хотя и редуцируются, но весьма медленно — в поздние сроки постэмбриональной жизни.

В ходе эмбриональной редукции синусных клапанов у некоторых млекопитающих наблюдаются их частичные вторичные преобразования. В отношении левого синусного клапана, как правило, рано и совершенно исчезающего, это известно только в отношении хоботных, что следует объяснить специализацией в целях разграничения токов крови из мощных полых вен. Правый же клапан эмбрионально может преобразовываться в его большей — каудо-вентральной — половине в два специальных клапана: евстахиев — при устье каудальной полой вены (эмбрионального значения) и тебезиев — при устье венечного синуса (пожизненного значения). В характерном виде это имеет место только у человека. К этому близко приближается картина у узконосых обезьян. У грызунов и, в частности, у кролика, также наблюдается в отдаленной степени нечто подобное, что может вводить в заблуждение наблюдателей (см. ниже).

У остальных оба синусных клапана обычно еще эмбрионально совершенно редуцируются. У животных с коротким сроком плодоношения редукция переносится на постэмбриональное время (хищные и др.).

У копытных и некоторых других крупных четвероногих сверху венечного синуса, на границе с каудальной полой веной, формируется особая подвижная клапановидная заслонка (дубликатура стенок).

Левая краниальная полая вена, существующая у однопроходных, сумчатых, насекомоядных, рукокрылых, грызунов (а также у хоботных), у остальных уже полностью редуцируется, превращаясь у некоторых из них в левую непарную вену (парнокопытные).

В связи с преобразованиями впадающих в правое предсердие вен изменяется и форма самого предсердия. Вторичные его изменения обычно ведут у четвероногих наземных млекопитающих к установлению своеобразной формы синусовой его части (regio sinusalis), подразделяемой посредством особого поперечного мышечного ребра — так называемого межвенного (ловерова) бугорка — на две части; кранио-дорсальную, резко выступающую своеобразным мышечным рукавом над общими контурами предсердия и принимающую мощную краниальную полую вену — венозный мешок (saccus venosus), и каудо-вентральную, прилегающую медиально к овальной ямке и принимающую каудальную полую вену и венечный синус — венозную бухту (antrum venosum). Подобное подразделение теряет свою резкость среди высших плацентарных только у обезьян и почти сходит на нет у человека, приобретая уже свою монолитность.

Усложнения левого предсердия среди млекопитающих заключаются во все более возрастающем втягивании устья первичной легочной вены в собственно предсердие. Один-два ствола легочных вен у однопроходных превращаются уже в ряд разрозненных вен у сумчатых. У насекомоядных и отчасти у неполнозубых они еще полностью не разошлись в стороны, формируя в целом четыре сближенных устья (среди грызунов — у дикобраза сохраняется только один общий ствол легочных вен). Начиная с грызунов, легочные вены, однако, уже концентрируются при впадении в предсердие в стабильные опреде-

ленные группы. При этом четыре первичных устья легочных вен преобразуются у всех наземных четвероногих млекопитающих в три устья. Данное обстоятельство объясняется слиянием в одно целое обеих задних смежных вен в результате общего сужения грудной клетки (ее килевидность в результате четвероногой локомоции). При этом у мелких форм животных (с частым сердцебиением) миокардная мускулатура с предсердия распространяется в виде рассеянных волокон (микроскопически) по стенкам легочных вен далеко внутрь легких (у разных представителей на различное расстояние), формируя в целом как бы своеобразное предпредсердие (praeatrium sinistrum cordis), необходимое для быстрого проталкивания крови при ускоренном кровообращении.

У более или менее крупных млекопитающих, однако, эта рассеянная миокардная мускулатура концентрируется в определенных участках, лежащих внутри околосердечной полости (под сердечной сумкой) вокруг трех коллекторных устьев легочных вен. Эти муфтообразные миокардные образования, принимающие легочные вены, сильны у крупных четвероногих (особенно копытных) животных и могут быть обозначены как своего рода лакуны левого предсердия для легочных вен (lacunae atrii sinistri). Они постоянны по числу, форме и расположению: лакуна центральная, левопередняя и правопередняя. Число и характер впадения в них легочных вен могут несколько отличаться у разных представителей.

Подобная картина видоизменяется, начиная со стопоходящих хищных,— оба задних крупных ствола легочных вен, впадающих в центральную лакуну, начинают расходиться в стороны, в результате чего вторично формируются четыре коллекторных ствола легочных вен. Это хорошо выражено у узконосых обезьян и очень резко у человека, чтó надо поставить в связь с резко расширенной у него грудной клеткой. В результате лакуны как таковые у обезьян исчезают, и на их месте возникают четыре широко расставленных ствола легочных вен, одетых тонким слоем миокардной мускулатуры в виде манжет.

Вновь образованная часть левого предсердия, гладкостенная изнутри, является по своему происхождению как бы идентичной синусовой части правого предсердия и может быть названа преддверием (vestibulum atrii sinistri). У антропоидов она вторично увеличена. Никаких клапанных аппаратов в области впадения легочных вен не формируется.

Ушки предсердия начинают заметно терять свое значение у антропоидов, особенно у человека, что резко проявлено у него на левом предсердии, где ушко превращается фактически в редуцированный придаток. Интересно, что у водных млекопитающих (ластоногие, китообразные) левое ушко крупнее правого.

Как показывает приведенный выше материал, сравнительно-анатомические эволюционные изменения предсердно-желудочковых отверстий и их клапанных аппаратов также заслуживают большого внимания. Так, правое отверстие у однопроходных содержит еще только двухстворчатый клапан, причем у утконоса пристеночная створка сохраняет мускульный характер. В левом отверстии у них имеется, однако, трехстворчатый клапан (по примеру птиц). Эти примитивные отношения у всех остальных, начиная с сумчатых, сменяются на типичные для млекопитающих — трехстворчатый правый и двустворчатый левый клапаны. Среди сумчатых и некоторых других может иметь место нечеткая дифференцировка клапанов на их закономерные створки или вариации в их числе в силу образования небольших добавочных створок. Причину такой перестройки основных створок у высших млекопитающих в числе, обратном по сравнению с низшими, следует искать в установлении у них левой дуги аорты — обстоятельстве, не имеющем места в ходе истории развития у других, низших

классов. В связи с этим меняются взаимоотношения лежащих на одном уровне парных предсердно-желудочковых и артериальных (аортального и легочной артерии) отверстий сердца, что и ведет в силу меняющихся гемодинамических условий к изменению структуры (числа створок и их положения) обоих клапанов.

Почти недифференцированные сосковидные мускулы в полостях желудочков у однопроходных принимают у остальных стабильное положение в соответствии с числом створок в клапанах — три в правом и два в левом. Интересно, что среди антропоидов протекает процесс перемещения в правом желудочке заднего сосковидного мускула с перегородки на боковую стенку, завершающийся вполне у человека (у него — два пристеночных и один перегородочный мускулы вместо двух перегородочных и одного пристеночного — у остальных). Этот процесс объясняется особой формой стенки правого желудочка вдоль задней продольной борозды в силу особого положения сердца у человека.

Выходные — артериальные устья сердца изменяются у различных представителей млекопитающих мало. Положение устьев аорты и легочной артерии, а также лежащих в них трех полулунных створок остается у всех без резких изменений. Сравнительно-анатомический анализ показывает, что следует говорить о едином в морфологическом и функциональном отношении клапане аорты (valvula aortae) и клапане легочной артерии (valvula arteriae pulmonalis). Обращает на себя внимание степень выделенности выводного конуса правого желудочка. Он, как правило, внешне еще резко выделен у низших млекопитающих (неплацентарные, насекомоядные, некоторые грызуны). Это положение наблюдается среди высших плацентарных у водных животных (ластоногие, китообразные, водные грызуны и хищные), что следует объяснить как вторичное явление. У человека также налицо своеобразная выделенность конуса правого желудочка в силу особых условий его деятельности.

В области начальных участков артериальных сосудов заслуживают внимания два факта: формирование общего расширения хорошо выраженной восходящей аорты (sinus aortae ascendens) у высших антропоидов и формирование у них же порогообразного сужения аорты на границе с ее нисходящей частью — перешейка аорты (isthmus aortae). И то и другое проявляется четко только у человека (изредка в неясной форме может быть у обезьян) и служит своеобразным приспособлением для облегчения тока крови в вертикальном направлении — к голове с крупным головным мозгом.

Как показывают приведенные сравнительно-анатомические данные, важные и очень интересные приспособления возникают в сердце у млекопитающих в связи с эмбриональными кровотоками в нем вследствие выключения в это время легочного кровообращения. В силу этого кровь из правой половины сердца дважды переключается в левую, минуя легкие: через овальное отверстие и через артериальный (боталлов) проток. Ток крови через эти отверстия не одинаков и совершается различными приспособлениями у разных представителей млекопитающих, в силу чего, естественно, происходит процесс смешивания артериально насыщенной — плацентарной крови и венозной, не одинаковый в количественном и качественном отношениях.

Овальное отверстие в перегородке предсердий возникает только у плацентарных (у неплацентарных на этом месте имеются лишь многочисленные прободения перегородки). Ток крови в овальное отверстие из каудальной полой вены осуществляется среди млекопитающих весьма различно: 1) у ряда млекопитающих, преимущественно низших, у которых эмбрионально все время существуют оба синусных клапана, правый из них всегда развит гораздо сильнее ле-

вого и, естественно, осуществляет собою направление тока крови, хотя и не совершенное, но достаточное в силу короткого срока внутриутробного развития (насекомоядные, хищные и некоторые другие); 2) у ряда животных, преимущественно крупных, с долгим сроком внутриутробного развития, наблюдается еще эмбрионально, в разные сроки, полная редукция обоих синусных клапанов; ток же крови осуществляется специально развивающимся в этих целях передним ребром овального отверстия, принимающим форму ската — лимбусом, который может быть или не связанным с межвенным бугорком (однокопытные, нежвачные парнокопытные), или связанным с ним (жвачные парнокопытные); 3) у некоторых представителей млекопитающих (грызуны) задненижний конец правого синусного клапана (наличие также левого клапана) формирует путем своего простого расщепления отдаленные прототипы евстахиева и тебезиева клапанов, исчезающих постэмбрионально; 4) у низших узконосых обезьян из того же участка правого синусного клапана формируются приближенные прототипы евстахиева и тебезиева клапанов; 5) у человека формируются вторичного характера типичные указанные клапаны.

Форма самого клапана овального отверстия (valvula foraminis ovalis) у различных плацентарных является весьма разнообразной: у одних он становится удлиненным, у других, наоборот, укороченным — в виде простой створки, у некоторых представителей на его конце развиваются обильные эластические нити, способствующие закрытию клапана после рождения (однокопытные, парнокопытные, китообразные, ластоногие). У однокопытных клапан свисает свободной сумкой и после рождения легко закрывает отверстие. В дубликатуре клапана развивается миокардная мускулатура, способствующая кровотоку через отверстие, а после рождения — его закрытию.

Артериальный проток различается по месту своего ответвления и относительной величине его просвета. У большей части животных он ответвляется от легочной артерии до ее деления и имеет широкий просвет (копытные и др.). Однако у ряда других животных он ответвляется позднее — перед раздвоением артерии, а сам он гораздо у́же (хищные, обезьяны). У человека проток еще у́же — не толще одной из ветвей легочной артерии — и ответвляется обычно уже от самого начала левой ее ветви.

Можно при этом видеть, что величины проходимости овального отверстия и артериального протока являются обратно пропорциональными.

Очень сложным является процесс закрытия овального отверстия, что зависит от формы его клапана. В зависимости от этого у ряда млекопитающих и особенно у человека наблюдается в большом числе случаев неполное заращение овального отверстия. Характер закрытия овального отверстия может быть классифицирован в зависимости от совершенства самого закрытия — полное заращение, функциональное закрытие без заращения, открытое отверстие и т. д. (Жеденов, 1943).

Из всего изложенного выше с убедительностью вытекает, что сердце в своем историческом развитии в ходе адаптивной эволюции проходит ряд закономерных преобразований своей структуры под формообразующим влиянием функциональной деятельности в зависимости от характера внешней среды и условий существования в ней животных.

— —

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРОВИ ЗАЙЦЕВ (БЕЛЯКА И РУСАКА) И ДОМАШНИХ КРОЛИКОВ

П. А. КОРЖУЕВ и Н. Л. ГОЛЬДФАРБ

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

Грызуны представляют собой одну из наиболее интересных групп млекопитающих по разнообразию форм адаптации к различным экологическим условиям, по широте ареала распространения. Действительно, многие из грызунов характеризуются способностью строить защитные приспособления, гнезда, норы, способностью впадать в состояние спячки на неблагоприятное время года.

Однако зайцы занимают среди грызунов особое место, как животные, не впадающие в спячку, не прибегающие к сооружению каких-либо защитных, хотя бы временных, убежищ, предохраняющих от неблагоприятных климатических воздействий или от преследования многочисленных врагов. Даже рождение зайчат и первые дни их жизни проходят на дневной поверхности. Вместе с тем одной из характерных особенностей зайцев является широкое географическое распространение. Известно, например, что заяц-беляк встречается «в Евразии от побережья Северного Ледовитого океана и на юг до Средней и Центральной Азии, а с востока на запад — от Тихоокеанского побережья до Западной Европы. Встречаясь повсеместно на указанной территории, он заселяет, таким образом, многие и при том существенно различные ландшафты (тундра, различные типы тайги, лиственные леса, лесостепь и др.)» (Наумов, 1947). С другой стороны, заяц-русак является обитателем открытых, равнинных пространств.

В отличие от многих грызунов, для зайцев характерна круглогодичная активность при относительно оседлом образе жизни. Это обстоятельство, несомненно, объясняется устойчивостью кормовой базы в смысле как обилия кормов, так и их доступности.

Широкому распространению и выживанию зайцев способствует, несомненно, ряд таких особенностей, как хорошо развитый слух, криптическая окраска, ночной образ жизни и, конечно, важнейшая особенность — способность быстро бегать. Естественно, эта способность быстрого передвижения должна быть обеспечена хорошо развитыми физиологическими механизмами, в первую очередь — со стороны органов, обеспечивающих организм кислородом, т. е. со стороны органов дыхания, кровообращения и крови. Вскрытие этих механизмов представляет интерес и со сравнительно-физиологической точки зрения, особенно при сопоставлении с такими формами, как домашние кролики, ведущими почти неподвижный образ жизни, не затрачивающими почти никаких усилий на добывание корма и не подвергающихся нападению хищников.

В литературе есть очень мало фактов, относящихся к этому вопросу. Имеется лишь несколько работ, содержащих данные, характеризующие некоторые особенности зайцев и кроликов.

Р. Н. Ольнянская и А. Д. Слоним (1947) изучали вопрос о приспособлении некоторых хищников (песцы, лисица) и грызунов (зайцы- беляк и русак) к очень низким температурам, являющимся обычными в естественных условиях обитания этих животных. Авторы пришли к выводу, что температура тела при очень низких температурах среды (0° и ниже) значительно более постоянна у полярных животных, нежели у обитателей умеренного климата. В частности, полярный заяц беляк обладает более постоянным обменом энергии (определяемым по потреблению кислорода) при температуре среды ниже 0°, нежели среднеевропейский заяц-русак.

В работе Е. Меллера (Meller, 1919) описываются морфологические особенности дикого и домашнего кроликов. В табл. 1 представлены некоторые средние данные, содержащиеся в указанной работе.

Автор приходит к выводу, что почти все индексы у диких кроликов выше, чем у домашних кроликов. Так, например, вес сердца у диких кроликов выше на 37,5%, вес скелета — на 23,5%, вес головного мозга — на 22%, вес глаз — на 21,0%. Исключение составляет вес спинного мозга, который у домашних кроликов выше на 23,0%.

Что касается мускулатуры, то автор приводит сравнительные данные для 14 мускулов (мышцы конечностей, грудные мышцы), причем в отдельных случаях мускулы диких кроликов превышают вес мускулов домашних кроликов на 3,0—18,0%.

Согласно данным Р. Гессе (Hesse, 1921), сердечный индекс среднеевропейского зайца равен 8,96%, абиссинского зайца — 6,87%, дикого кролика 2,93% и домашнего кролика 2,69%.

Таблица 1

Показатели	Дикий кролик	Домашний кролик
Средний вес в граммах	1733,0	1749,0
Вес скелета в граммах	82,13	78,31
в % к весу тела	5,31	4,30
Вес сердца в граммах	5,45	4,03
в ‰ к весу тела	3,10	2,30
Вес головного мозга в граммах	10,95	8,98*
в % к весу тела	0,63	0,51
Вес спинного мозга в граммах	3,48	4,57*
в % к весу головного мозга	35,5	46,0

*Процентное отношение веса органа к весу тела выведено для каждой подопытной группы отдельно.

Все приведенные данные показывают значительное превышение уровня индексов, характеризующих деятельность жизненно важных органов. Обращает на себя внимание разница в величине сердечного индекса зайцев и кроликов: сердце зайца в два с лишним раза превышает сердце кролика по своему удельному весу. Несомненно, и нагрузка, выполняемая им у зайца, соответственно больше. Данные по весу головного мозга, мускулатуры и других органов дикого кролика по сравнению с домашним кроликом также свидетельствуют об этом.

Представляют интерес данные, приводимые А. Кларком (Clark, 1927) об особенностях деятельности сердца зайца и кролика. Животные равного веса показали следующие различия в деятельности сердца: сердечный индекс у зайца — 7,7, у кролика — 2,7, частота пульса в покое у зайца — 60—70, у кролика — 205, частота пульса после перерезки вагуса у зайца — 264, у кролика — 321.

Из этих данных видно, что частота пульса зайца в три раза меньше, чем у кролика. Эта малая частота обусловлена действием блуждающего нерва, и после перерезки этого нерва частота пульса становится почти одинаковой. Автор высказывает предположение, что заяц обладает большими возможностями для усиления снабжения организма кислородом, когда в этом имеется необходимость. В данном сообщении приводятся некоторые особенности дыхательной функции крови зайцев по сравнению с кроликами.

Материалы и методика

В нашем распоряжении были четыре зайца-беляка, из которых два отловлены в районе Челябинска (№ 2 и 3) и два — в районе Архангельска (№ 5 и 7), и один заяц-русак, отловленный в Подмосковье. Все зайцы получены в феврале через заготконтору Зооцентра. Животные содержались в кроличьих клетках в холодном помещении. На некоторых из них удалось провести двух- и трехкратные наблюдения.

Кровь для исследования бралась из ушной вены, в качестве противосвертывающего вещества применялся нитрат калия. В качестве показателей были взяты кислородная емкость крови, определяемая на манометрическом аппарате Ван-Слайка, объем форменных элементов крови — гематокритом, гемоглобин — гемометром Цейсса; количество эритроцитов определялось в счетной камере Бюркера; в качестве разбавителя применялся 2%-ный раствор хлористого натрия. Диаметр эритроцитов определялся на сухих мазках. Для сравнения одновременно были проведены исследования крови по этим показателям у домашних кроликов.

Результаты исследования

Данные о наблюдениях, проведенных над кровью зайцев и кроликов, представлены в табл. 2. Обращают на себя внимание более высокие данные, характеризующие кислородную емкость крови зайцев, равно как и более высокое содержание гемоглобина по сравнению с соответствующими показателями для крови кроликов. В то время как кислородная емкость крови кроликов колеблется в пределах 15,0—18,5 объемных процентов кислорода, составляя в среднем 17,1%, кислородная емкость крови зайцев достигает 24,0 объемных процентов, а в среднем — 23,5%, т. е. примерно на 26,0% выше, чем у кроликов. Подобное же различие наблюдается и в отношении уровня гемоглобина, определенного двумя методами — по кислородной емкости и с помощью гемометра Цейсса.

Представляют интерес данные, характеризующие объем эритроцитов и их количество в 1 мм^3 крови зайцев по сравнению с кроликами. Если у кроликов объем эритроцитов, определенный гематокритом, колеблется в пределах 35,0—41,0%, составляя в среднем 37,3%, то объем эритроцитов в крови зайцев достигает 52,0%, составляя в среднем 46,5%.

Количество эритроцитов в 1 мм^3 крови у кролика в среднем равно 5,8 млн., колеблясь от 5,3 до 6,5 млн., тогда как у зайцев равно в среднем 8,0 млн., с колебаниями от 7,1 до 8,6 млн. эритроцитов. Объем одного эритроцита в среднем для крови кролика равен 64,7 μ^3, а для крови зайца — 58,4 μ^3, т. е. примерно меньше на 10,0%. Был произведен промер диаметра эритроцитов двух зайцев-беляков — по 100 эритроцитов в каждом случае — и у двух кроликов — также по 100 эритроцитов; у кроликов средний диаметр эритроцитов равен 6,82 μ в одном случае и 6,74 μ — в другом, тогда как у зайцев он оказался равным 6,75 и 6,66 μ соответственно, т. е. несколько меньше, чем у кроликов. Крайние пределы колебаний диаметра эритроцитов у кролика — 6,14 и 7,71 μ, а у зайца — 5,10 и 7,71 μ.

Сопоставление всех перечисленных показателей, характеризующих кровь зайцев и кроликов, показывает, что кровь зайцев имеет более высокие показатели, имеет больше эритроцитов и гемоглобина, значительно бо́льшую поверхность эритроцитов (за счет большого числа эритроцитов) и более высокую кислородную емкость, т. е. в целом кровь зайцев является более эффективным переносчиком кислорода, чем кровь кроликов.

Высокие показатели, характеризующие дыхательную функцию крови зайцев, наблюдаются лишь у только что пойманных зайцев. Пребывание зайцев в неволе, в условиях вивария, в которых в норме содержатся кролики и другие лабораторные животные, т. е. в клетках с ограниченной возможностью движения, даже при улучшенном питании, в очень короткий срок приводит к снижению кислородной емкости крови и уровня гемоглобина и эритроцитов (табл. 3).

В условиях вивария бо́льшая часть зайцев погибла через 5—6 месяцев при явлениях сильного истощения. Повидимому, отсутствие нормальных условий, характерных для естественных мест обитания зайца, — возможности свободно передвигаться, дышать свежим воз-

Таблица 2

Кислородная емкость крови, количество гемоглобина и эритроцитов в крови зайцев и кроликов

Дата	Животное	Кислородная емкость в объемн. проц.	Колич. гемоглобина в гр.-проц., определенное: по кислородной емкости	Колич. гемоглобина в гр.-проц., определенное: гемометром Цейсса	Объем эритроцитов в %	Колич. эритроцитов в 1 мм³ крови в млн.	Диаметр эритроцитов в μ	Объем одного эритроцита в μ³	Колич. гемоглобина в одном эритроците в γ	Концентрация гемоглобина в эритроцитах в %
	Кролик	18,5	13,8	13,8	41,0	6,5	6,76	63,0	23,3	33,6
	„	18,0	13,4	13,5	37,0	5,8	—	63,8	25,2	36,2
	„	14,8	11,0	—	35,3	5,3	6,82	66,6	22,4	31,1
	„	17,2	12,8	12,8	36,0	5,5	—	65,4	24,1	35,5
23.II	Заяц-беляк № 3	24,0	18,0	18,5	52,0	8,6	6,75	60,1	20,9	34,6
25.II	„ „ № 5	23,8	17,8	18,4	48,0	8,5	6,66	56,5	20,9	37,0
26.II	„ „ № 7	23,5	17,5	17,9	47,0	8,1	—	58,0	21,6	37,2
8.III	„ „ № 2	22,6	16,9	17,4	46,0	7,5	—	61,3	22,5	36,7
24.II	Заяц-русак	22,0	16,4	16,5	39,6	7,1	—	56,0	23,1	41,4

Таблица 3

Изменение кислородной емкости, количества гемоглобина и эритроцитов в крови зайцев в неволе

Дата	Животное	Кислородная емкость в объемн. проц.	Колич. гемоглобина в гр.-проц., определенное: по кислородной емкости	Колич. гемоглобина в гр.-проц., определенное: гемометром Цейсса	Объем эритроцитов в %	Колич. эритроцитов в 1 мм³ крови в млн.	Объем одного эритроцита в μ³	Колич. гемоглобина в одном эритроците в γ	Концентрация гемоглобина в эритроцитах в %
23.II	Заяц-беляк № 3	24,0	18,0	18,5	52,0	8,6	60,1	20,9	34,6
12.III	„ „ № 3	24,6	18,3	18,4	51,5	8,7	59,2	21,6	35,5
4.VIII	„ „ № 3	19,5	13,6	13,6	33,0	5,9	56,0	23,0	41,2
8.III	Заяц-беляк № 2	22,6	16,9	17,4	46,0	7,5	61,3	22,5	36,7
22.IX	„ „ № 2	19,2	14,3	—	38,0	—	—	—	37,6
29.IX	„ „ № 2	11,7	8,7	9,5	22,0	—	—	—	39,5
24.II	Заяц-русак	22,0	16,4	16,5	39,6	7,1	56,0	23,1	41,4
3.III	„ „	19,7	14,7	14,7	34,0	6,4	53,1	23,0	43,0

духом и питаться естественным кормом, богатым витаминами и другими необходимыми пищевыми компонентами,— приводит к быстрой гибели животных.

Мы не имели возможности исследовать кровь диких кроликов, прямых предков домашнего кролика,— в этом случае наиболее четко можно было бы выявить различия, обусловленные разными условиями существования этих близко родственных животных.

Однако сопоставление особенностей крови зайцев и кроликов все же дает возможность выявить различия, обусловленные именно различным образом жизни, различными экологическими условиями.

Несмотря на относительно оседлый образ жизни, например, зайца-беляка, ему тем не менее приходится затрачивать значительные усилия на добывание корма, особенно в зимнее время, и, конечно, максимальные усилия при нападении хищников, когда ему приходится развивать бег на предельных скоростях.

Все эти обстоятельства требуют траты максимальных количеств энергии, обеспечения организма значительными количествами кислорода,— и кровь, являющаяся одним из основных звеньев в системе органов, обеспечивающих организм кислородом, в состоянии обеспечить эти потребности благодаря наличию высокого уровня эритроцитов и гемоглобина. Наоборот, у кролика, ведущего почти неподвижный образ жизни, уровень гемоглобина и эритроцитов значительно ниже в соответствии с меньшими потребностями в кислороде. Функциональная эффективность крови этих двух видов животных находится в тесном соответствии с определенными условиями существования и образом жизни этих животных. Следует отметить, однако, что, определяя уровень основных компонентов красной крови, ответственных за транспорт кислорода (кислородная емкость, гемоглобин, эритроциты), мы не имели возможности определить общий объем крови животного, а исходили из положения, что масса крови у зайца и кролика одинакова. Но есть данные, свидетельствующие о том, что у диких животных масса крови больше, чем у домашних. Н. Н. Булатова (1953), изучавшая дыхательную функцию крови высокогорных козлов (сибирский козел) и баранов (архары) установила, что дикие животные по сравнению с родственными домашними формами не только обладают значительно более высоким уровнем компонентов крови, ответственных за транспорт кислорода (кислородная емкость крови, гемоглобин, эритроциты), но имеют и более высокий вес общей массы крови по отношению к весу тела. В то время как домашняя овца имеет массу крови, составляющую 7,0—8,0% веса тела, с содержанием гемоглобина 9,0—10,0 грамм-процентов, и сердечный индекс, равный 4,0—4,5‰, у дикого барана-архара масса крови составляет 10,0% веса тела, с содержанием гемоглобина до 18,0 грамм-процентов и сердечным индексом 9,0—10,0‰. Эти данные свидетельствуют о том, что у высокогорных животных имеет место более высокое оснащение организма кровью и гемоглобином наряду с высоким сердечным индексом. На этом основании можно предположить, что у зайцев, с их более высоким сердечным индексом, имеется и бóльшая по сравнению с кроликами масса крови, а следовательно, и оснащенность организма зайцев гемоглобином и эритроцитами будет значительно выше, чем у домашних кроликов.

Выводы

Уровень компонентов крови, ответственных за транспорт кислорода — гемоглобина и эритроцитов, выше у зайцев, нежели у кроликов.

У зайца-беляка количество гемоглобина — в среднем 17,6 грамм-процента, у русака — 16,5 грамм-процента, а у домашнего кролика — 12,5 грамм-процента. Количество эритроцитов у зайца-беляка в среднем около 8,0 млн. в 1 $мм^3$ крови, а у кролика — 5,8 млн.

Литература

Богданов М., 1873. Этюды русской охоты, Журн. охоты и коннозаводства, 1–4.
Булатова Н. Н., 1953. Физиологические особенности высокогорных животных (автореф. канд. дисс.).
Наумов С. П., 1947. Экология зайца-беляка, изд. МОИП, М.
Огнев С. П., 1913. Опыты описания фауны Московской губернии, т. 1, М.
Ольнянская Р. П. и Слоним А. Д., 1947. О приспособлении организмов к очень низким температурам среды, Изв. АН СССР, серия биол., № 2.
Фолитарек С. С., 1940. Географическое распространение зайца-русака Lepus europaeus Pall. в СССР, Тр. Ин-та эволюц. морфол. им. А. Н. Северцова, т. 3, вып. 1.
Clark A. G., 1927. Comparative physiology of the heart, Cambribge.
Hesse R., 1921. Das Herzgewicht der Wirbeltiere, Zool. Jb., 38.
Meller E., 1919. Vergleichende Untersuchungen an Haus- und Wildkaninchen, Zool. Jb., 36.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

НАБЛЮДЕНИЯ НАД ГРЫЗУНАМИ ОРОШАЕМЫХ ПОЛЕЙ В РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Ю. М. РАЛЛЬ, В. С. КИЯНОВА, Т. Д. СТРЕЛИНА

Ростовский государственный университет им. В. М. Молотова

1. Введение

Изучение влияния орошения на грызунов представляет большой практический интерес. Для новой Волго-Донской зоны орошения такие сведения пока совершенно отсутствуют.

В летнем сезоне 1953 г. мы провели сравнительные наблюдения над численностью и распределением грызунов орошаемых и неорошаемых полей. Работа охватила период с 28 мая по 19 июля и велась в западной части Мартыновского района Ростовской области (окрестности с. Большой Орловки).

Наши небольшие, но систематично собранные материалы могут быть полезны для практиков и зоологов.

2. Природные условия и оросительные мероприятия

Поля и степи района наших работ расположены на пологом скате Доно-Сальского водораздела, рядом с р. Салом. Рельеф местности непостоянен и представлен многочисленными увалами самых разных экспозиций. Примером мог служить находившийся под нашим наблюдением участок полей, где на протяжении 1 км различия в высоте достигали 12—15 м. Местами среди полей проходят извитые ложбины древних меандров реки и неглубокие водосточные овраги с обрывистыми берегами.

Земли Мартыновского района довольно сильно освоены земледелием, хотя наличие склонов, балок и других неудобных участков до недавнего времени ограничивало расширение посевов. Плодородные почвы из южного чернозема на лёссовидных породах часто испытывали недостаток влаги, что вызывало пестроту урожаев пшеницы — основной местной культуры. Большие работы по профилированию и нарезке оросительной сети значительно видоизменили облик района и определяют теперь дальнейший рост посевных площадей.

Влияние засухи особенно заметно на повышенных участках рельефа по выпасам, где преобладает полупустынная растительность с белыми полынями, рогачом — перекати-поле, луковичным мятликом, весенними ирисами и другими эфемерами. К лету, в результате сбоя, здесь сохраняются лишь редкие кустики растений на оголенной, сильно пылящей почве.

Растительный и животный мир Мартыновского района не требует подробного описания. Западная часть его когда-то представляла разнотравно-ковыльную степь, но давно превращена в формацию «степь — поле», заселенную широко распространенными растениями и животными сельскохозяйственного ландшафта.

Привлекает внимание весьма плохое состояние межполевых лесополос. Они резко отличаются от образцовых лесонасаждений соседнего, Сальского района. В некоторых местах это недавно посаженные кустики, в других — редкие акации и абрикосы, разделенные большими промежутками, где развились обильные сорняки. Такие «лесополосы» шириной по 30 м, прорезающие поля, являются лишь помехой для сплошного орошения и местами высокой концентрации сусликов.

Наиболее массовые грызуны представлены в степи и на полях малыми сусликами, обыкновенными («домовыми») мышами, серыми и предкавказскими хомячками

и слепушонками. Кроме этих видов, не считая зайцев-русаков, мы вылавливали на берегу реки единичных водяных полевок и лесных мышей, в лесополосах — степных мышовок, на полях — серых полевок. Отдельные норы по обочинам дорог указывали на местопребывание больших тушканчиков. Обыкновенные слепцы, столь обычные в Приазовье, не проникают в Доно-Манычские степи с запада; последние выбросы из этих нор землероев мы видели близ пос. Веселого. Довольно обычны хорьки, перевязки, ушастые ежи; сравнительно редки луни и другие пернатые хищники.

Наиболее существенной агрохозяйственной особенностью района работы являлась действующая оросительная система, впервые нарезанная в 1951—1952 гг. Схемы оросительной сети и порядок орошения в Ростовской области много раз описаны в специальной и массовой литературе. Остановимся только на некоторых особенностях, которые были связаны с нашей работой и характерны для первых лет освоения оросительной системы.



Рис. 1. План изученного участка

Отвалы земли по берегам каналов образовали новый микрорельеф. Наличие этих тянущихся на многие километры гряд представляет большой интерес не только для зоолога, но и для агронома. Здесь, поблизости от воды, находят удобное убежище многие сорняки и мелкие животные. К началу лета берега каналов были покрыты пышными зарослями осота и суренки, а позднее они явились настоящими рассадниками сорных семян для окрестных полей. Кроме того, ранней весной каналы оказываются забитыми прошлогодним бурьяном этих растений и требуют трудоемкой очистки.

Весной и летом здесь сосредоточено множество зеленых жаб, и можно с уверенностью считать, что в дальнейшие годы численность этих полезных амфибий резко повысится. Не чуждаются приканальных отвалов и слепушонки. Выбросы из их нор нам приходилось видеть на пологих стенках сухих каналов. Застойная и слабопроточная вода в каналах служила также местом летнего отрождения многих комаров.

На некоторых относительно крутых склонах построены особые каскадные каналы, гасящие живую силу воды с помощью двух-трех перепадов, прежде чем пропустить ее в хозяйственные оросители. В окрестностях одного из них и протекала наша работа. Мощные отвалы — шириной до 10 м — были покрыты здесь норами сусликов.

Следовательно, обширная система каналов требует неослабного контроля, борьбы с сорняками и некоторыми вредными животными. В период наших работ такой контроль совершенно отсутствовал.

В конце мая, к моменту нашего приезда, орошение полей уже велось и продолжалось до конца нашей работы с перерывами в дождливые дни. В общем май и июнь характеризовались сильной засухой; значительные грозовые дожди стали выпадать к началу июля.

Необходимо отметить, что в сезоне 1953 г. техника полива была плохо освоена. Работа начиналась нередко позже 10 час. утра и заканчивалась в 18—19 час. За это время неопытные поливальщицы успевали оросить незначительную площадь. Вода распределялась по участкам неравномерно — местами застаивалась, местами не затекала. С течением времени можно было легко судить об огрехах по общему виду низкорослой желтоватой пшеницы сравнительно с яркой зеленью густых и высоких стеблей на хорошо орошенных площадях. Основным недостатком всей работы было слишком медленное наращивание политого массива и пропуски. Так, один из участков площадью в 100 га был полностью полит только за месяц.

Под нашим наблюдением находилась сплошная полоса богарных и поливных полей длиною в 3,7 км и шириной в 1 км с различным рельефом (рис. 1). С выключением проходящего здесь шоссе и других дорог, площадь, подлежащая поливу, составляла около 140 га, площадь богарных посевов — 180 га. Вся поливная площадь состояла из двух участков — № 1 и 3. Второй из них был полит до нашего приезда. Судя по следам полива, вода подавалась на участок № 3 (рис. 1) с большими пропусками. Участок № 1 обрабатывался в нашем присутствии более доброкачественно.

3. Методика и материал

Начиная с 30 мая, мы проводили регулярные обловы различных полей цепями давилок, расставляемых вдоль рядков пшеницы с интервалами в 2 м и количеством ловушек от 50 до 100 на каждом маршруте. Маршруты закладывались в разном удалении от лесополосы, до 700 м от ее края, и наносились на план.

Всего на поливной пшенице с 30 мая по 14 июля было заложено 29 маршрутов; на богарной пшенице с 6 июня по 19 июля — 14 маршрутов. Кроме того, по пять маршрутов было заложено на лесополосе и неполиваемом поле ячменя.

В результате всех обловов было добыто 286 грызунов. Ввиду неравноценности поливных участков № 1 и 3 данные облова приводятся раздельно (см. таблицу).

Результаты облова участков

№ п/п	Виды грызунов	Поливная пшеница: участок № 1	Поливная пшеница: участок № 3	Богарная пшеница	Богарный ячмень	Лесополоса
		Число грызунов				
1	*Mus musculus*	42	42	76	22	2
2	*Cricetulus migratorius*	20	34	24	8	4
3	*Mesocricetus raddei*	1	1	3	—	3
4	*Apodemus silvaticus*	—	—	—	—	2
5	*Microtus arvalis*	1	—	—	—	—
6	*Sicista subtilis*	1	—	—	—	—
	Всего грызунов	66	77	103	30	11
	Ловушко-суток	1102	818	1010	314	163
	% попадания	5,9	9,4	9,8	9,5	6,9

Характеристика численности и распределения сусликов (*Citellus pygmaeus*) была получена нами путем общего осмотра выпасной степи и подсчета нор на площадках и маршрутах. Наиболее тщательно эта работа была проведена в лесополосе и прилегающих к ней полях нашего участка.

4. Влияние орошения на грызунов

Мышевидные грызуны. Приведенные материалы свидетельствуют об относительно низком уровне численности мышевидных грызунов в пределах всего участка (6—10% попадания). Как в среднем за весь период, так и за его отдельные части общая численность грызунов на поливных полях была лишь немного ниже, чем на богарных посевах (7,4 и 9,8%). Существенных изменений в численности с начала до конца работы не произошло.

Однако при учете результатов по отдельным площадям можно видеть, что попадаемость грызунов на относительно хорошо политом участке № 1 была самой низкой (5,9%). В особенности это относится к мышам, сравнительная численность которых на богарных посевах была в два раза выше, чем на участке № 1 (7,5 и 3,8%).

Влияние полива на хомячков наши материалы четко не отразили. Приступая к работе, мы, как и многие зоологи и практики, исходили из предпосылки о губительном действии полива на грызунов. В даль-

нейшем мы убедились, что вода хорошо промачивает почву на глубину 40—50 см, а на поверхности образуется слой жидкой грязи, сохраняющийся около суток. Но только в отдельных случаях ловушки, поставленные вслед за поливом по грязи, не приносили за ночь ни одного грызуна: большей же частью зверьки ловились и в этих условиях. Общий уровень численности сохранялся почти одинаковым на всех участках.

Одной из причин такого слабого воздействия на грызунов можно считать несовершенную технику и тактику полива, в результате чего возникали пропуски при медленном наращивании массива, а грызуны могли перебегать с места на место.

В конце июня — в июле в окрестностях Большой Орловки выпало несколько проливных дождей. Пробные раскопки показали, что дождевая влага промочила почву на ту же глубину, что и при поливе (иногда дождь продолжался в течение суток). Однако в первые же дни после дождя ловушки, поставленные на полях, стали приносить обычное число грызунов в пределах 10—12% попадания. Многолетние наблюдения зоологов давно показали, что сильные дожди губительны для грызунов главным образом при низкой температуре, весной и осенью. В летний период действие дождей и полива относительно равноценно и не вызывает резкого снижения численности грызунов.

Мы стали особенно внимательно наблюдать за непосредственным воздействием воды на мелких животных в момент полива. Отступая шаг за шагом перед фронтом медленно надвигающейся воды, мы следили, как она с журчаньем заполняла глубокие трещины и далеко разливалась по ним. За весь период работы три наблюдателя ни разу не отметили выскакивания зверьков на поверхность или находки трупов на залитой площади.

Следует особо отметить отсутствие нор мелких грызунов на полях при наличии многочисленных трещин в почве. Еще в прошлые годы один из авторов, работая на полях Сальского района, безуспешно пытался обнаружить норы серых хомячков и мышей при заметной численности этих грызунов. Зверьки очень искусно используют трещины, из которых повсюду торчат занесенные грызунами стебли и колосья, хотя раскопка почти никогда не позволяет найти внутренние ходы нор. Это вообще очень затруднительно в черноземных, рыхлых слоях почвы. Только в редких случаях нам удалось найти явные норы в стенках сухих оросителей или на полевых бороздах, но их ничтожное количество явно не соответствовало числу вылавливаемых зверьков.

Приуроченность грызунов к глубоким трещинам плохо согласовалась с отсутствием вылитых водой зверьков. Действие воды, проникающей в рыхло-черноземные и глинисто-сухие почвы, на грызунов совершенно различно. В первом случае, заливая трещину или нору, вода быстро встречает препятствие, так как размокающиеся комки чернозема заклеивают дальнейшие пустоты и влага не движется дальше потоком, а сочится через этот сплошной фильтр. В результате — общее промачивание глубинных слоев, которое само по себе не представляет опасности для грызунов. В более плотных почвах, по понятным причинам, вода устремляется по внутренним каналам — норам и трещинам и непосредственно заливает грызунов. Следовательно, в условиях орошения черноземных почв при высокой летней температуре грызуны могут отсиживаться в норах без вреда для себя.

Наконец, мы обратились к вопросам набегания грызунов из лесополос на поля. Располагая учетными данными, полученными на разных расстояниях от лесополосы, мы стремились учесть этот фактор. Сравнивая восемь наиболее близких к лесополосе маршрутов (не далее 150 м) и пять наиболее удаленных (от 400 до 700 м), мы получи

ли соответственно 6,6 и 7,0% попадания, т. е. различий уловить не могли. С другой стороны, специальные учеты на лесополосе (см. таблицу) уже заведомо свидетельствовали о том, что она не является местом концентрации мелких грызунов (6,9% попадания) в противоположность сусликам.

Оставалось признать высокую динамику передвижений (динамическую плотность) грызунов внутри полей при отсутствии губительного действия полива на черноземных почвах.

Наши наблюдения позволяют говорить даже о создании некоторых благоприятных условий для жизни мелких грызунов после полива. Через несколько дней на подсохшей почве возникают большие глубокие трещины. Эти убежища выражены значительно обильней, чем на богарных почвах. Микроклимат их также имеет преимущества в условиях летнего зноя. Например, 10 июня, при температуре на поверхности сухой богарной почвы 38°, на глубине 15 см было 30°; соответственные показатели на орошаемом участке (10 суток после полива) были 31,5 и 24,5°. Помимо прохлады и повышенной влажности, сочная и высокая пшеница на политых полях обеспечивает грызунам хороший корм и защиту.

Являясь более сухолюбивой и теплолюбивой формой, чем хомячки, мыши более многочисленны на сухих посевах. Вероятно, часть зверьков все же погибает при поливе, не успевая выскочить наружу: это также снижает их численность на орошаемых полях.

Суслики. В условиях местного ландшафта суслики в изобилии населяют выпасные угодья и являются опасными вредителями смежных посевов. Однако их вредная деятельность проявляется главным образом на богаре и значительно снижена на поливных полях.

Уже во время рекогносцировочного выезда в конце апреля мы зарегистрировали ряд зимовочных и наклонных нор сусликов на черной пахоте неполивных участков.

В июне мы произвели выборочный учет нор сусликов и других грызунов на лесополосе и прилегающих к ней полях нашего участка. Входы нор тщательно осматривались и наносились на план. Учитывались степень свежести и посещаемости и способ устройства (вертикальные, наклонные, имеющие большие выбросы, нежилые и т. д.). Норы мышевидных принадлежали главным образом хомячкам.

Учет на богарном посеве был произведен в пределах ленты № 1 (50 × 500 м), расположенной перпендикулярно к лесополосе (рис. 2). Норы сусликов и многочисленные плешины на местах потрав располагались повсюду, до конца ленты. Потравы в пределах каждого квадрата по 0,25 га достигали 112 м², а в первом из них, у лесополосы, составили 1300 м² (т. е. половина посева здесь была уничтожена). Поэтому первый квадрат пришлось исключить из подсчетов. На других девяти квадратах (2,25 га) оказалось 38 посещаемых нор сусликов, в том числе пять зимовочных, т. е. 16,8 на 1 га. Общая площадь потравленной пшеницы составила 482 м². Характерно, что на самом удаленном от лесополосы квадрате, на расстоянии 0,5 км, все еще насчитывалось шесть нор сусликов и 27 м² потрав.

Совершенно иная картина распределения сусликов выявилась по мере приближения к поливным площадям. Установив, что на поливной пшенице постоянные и временные норы сусликов отсутствуют или встречаются единично, не далее 10 м от края поля, мы обратились к переходной зоне между богарными и орошаемыми полями. Здесь (лента № 2) учет был проведен в лесополосе и прилегающем к ней поле с заходом вглубь до 25 м, так как далее нор сусликов не было.

В пределах лесополосы на площади 0,6 га (30 × 200 м) были найдены 21 старая и 117 свежих нор сусликов, из них 32 — зимовочные шахты текущего года, что составляет в пересчете на 1 га 195 свежих

и 35 старых нор. В прилегающей же полосе полей (0,5 га) имелась 21 нора со следами посещений и потрав (42 на 1 га); из них лишь одна — зимовочная шахта. В то время как на ленте № 1 норы сусликов фактически были рассеяны по всему полю, здесь они не заходили далее 25 м от края. По мере приближения к границе орошаемого участка количество нор резко сокращалось.

Изучение рельефа показало, что такое распределение сусликов не может быть объяснено только естественными причинами и их приуроченностью к высоким участкам рельефа. Оказалось, что в данном



Рис. 2. Распределение нор сусликов в лесополосе, поливных и богарных посевах пшеницы

случае богарные посевы расположены примерно на 3 м ниже некоторых частей поливных площадей, где суслики отсутствовали (рис. 1). Несомненно, что систематический полив заставляет сусликов избегать орошаемых участков и концентрироваться в наиболее сухих лесополосах и богарных посевах.

Выводы

1. В условиях новой зоны орошения Ростовской области (Мартыновский район) мы не наблюдали резкого снижения общей численности мышевидных грызунов в результате полива.

2. Одной из причин этого служило недостаточное освоение техники и темпов полива в 1953 г. Второй вероятной причиной могли явиться особенности рыхлых черноземных почв, которые, разжижаясь под действием воды, мешают ей заливать сплошным потоком норы грызунов и другие пустоты в глубинных слоях.

3. Относительно неблагоприятные условия, создавшиеся в результате орошения для обыкновенной мыши (Mus musculus), снижают численность этих зверьков на поливных площадях сравнительно с богарными посевами.

4. Наиболее заметно влияет орошение на сусликов (Citellus pygmaeus), резко снижая их численность и вынуждая их концентрироваться в лесополосах, богарных посевах и других неорошаемых участках.

5. Отвалы по берегам оросительных каналов служат местами концентрации сорной растительности, слепушонок, а иногда и сусликов и требуют постоянного контроля и борьбы с этими сельскохозяйственными вредителями.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ВЛИЯНИЕ ВЕСЕННЕГО ПАВОДКА НА ДВИЖЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ВОДЯНЫХ КРЫС В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ ПОЙМ

И. А. ШИЛОВ

Биолого-почвенный научно-исследовательский институт МГУ им. М. В. Ломоносова

В разрешении проблемы динамики численности вредных грызунов немалое значение имеет изучение характера влияния на этот процесс одних и тех же факторов в различных природных условиях. Разрешение этого вопроса позволяет определить географическую и биотопическую специфику движения численности данного вида, что, в свою очередь, дает прочную научную основу для составления прогнозов. К сожалению, изучению этого важного вопроса уделяется еще недостаточное внимание. Между тем имеются данные, показывающие, что тип динамики численности может быть различным в разных природных условиях. В частности, Ю. А. Исаков (1952), подробно проанализировав движение численности водяных крыс в Западной Сибири, установил, что характер динамики численности этих животных изменяется в зависимости от конкретных природных условий. Установленные им типы динамики численности водяных крыс хорошо увязываются с географическими зонами и типами пойм.

Среди конкретных условий, влияющих на изменение численности водяных крыс в пойменных типах поселений, большинство авторов отмечают особую роль весенних паводков. Паводок оказывает весьма многостороннее влияние на состояние численности водяных крыс. При этом анализ литературных данных, а также собственных материалов и опросных сведений, собранных автором настоящей статьи в 1951 и 1952 гг. в Воронежской, Сталинградской, Астраханской и Западно-Казахстанской областях, позволяет заключить, что общий характер воздействия паводка на популяцию несколько различен в разных типах пойм.

В дельте Волги в годы с высокими паводками наблюдается значительная гибель водяных крыс, приводящая к резкому снижению их численности. Годы с низкими паводками, напротив, способствуют успешному размножению этих грызунов и постепенному повышению их численности. Так, после 6 лет паводков средней высоты и ниже в 1926 г. наблюдался исключительно высокий паводок (Формозов, 1947). Крысы, численность которых в течение маловодных лет сильно возросла, в громадном количестве концентрировались на незатопленных местах. Гибель их была настолько велика, что в последующие годы с трудом удавалось добывать единичные экземпляры. Только в 1929 г. уловы несколько возросли и достигали 30—40 (до 100) зверьков в день (Воронкова, 1929; Новикова, Лалазаров, Дюнин, Палажченко, 1935).

После высокого паводка в 1932 г. последовал ряд лет с низким уровнем полых вод, что подготовило очередной рост крысиного поголовья. По опросным сведениям, собранным нами в юго-восточной части дельты, уже в 1939 г. в некоторых местах численность водяных крыс была очень высока (в 1937 г. — очень низкий паводок). К 1941 г. численность их достигла максимума. Заготовки резко подскочили вверх (Формозов, 1947). В 1942 г. паводок был наиболее высоким за предшествующие 8—9 лет. А. Т. Романова (1944) сообщает, что во время паводка 1942 г.

крыс можно было встретить тысячами. После паводка крысы исчезли. 1943 год А. Г. Романова характеризует как год депрессии. А. Н. Формозов (1947) в этом году за 3 месяца работы в дельте встретил лишь двух крыс.

Аналогичные условия подготовили вспышку численности водяных крыс в 1946 г. (Кондрашкин, 1948; опросные сведения).

Механизм воздействия паводка на численность популяции можно в данном случае представить себе следующим образом. Прежде всего при высоких паводках увеличивается гибель водяных крыс непосредственно от затопления. Особенно сильно это сказывается на молодой части популяции. В дельтах южных рек паводок приходится на то время, когда уже подросли первые выводки. Молодые зверьки, еще не обладающие достаточной силой для преодоления бурного течения во время паводка, гибнут, видимо, в большем числе, чем взрослые животные. В 1951 г. при паводке средней высоты мы отметили, что молодые зверьки составляют лишь 17,3% всех добытых водяных крыс, несмотря на довольно высокий процент размножавшихся самок (66,5% взрослых самок). Наиболее вероятное объяснение этому — гибель молодняка от затопления.

При высоких паводках резко сокращается площадь пригодной для спасения водяных крыс территории, и на незатопленных участках создается большая концентрация водяных крыс. Именно поэтому высокая численность крыс, малозаметная в годы с низким уровнем воды, резко бросается в глаза при высоких паводках. Большая плотность населения водяных крыс в стациях переживания паводка создает благоприятные условия как для возникновения эпизоотий, так и для эффективного воздействия их на численность водяных крыс.

Многими авторами подчеркивается также тормозящее влияние паводка на размножение водяных крыс в дельте Волги. После появления на свет первого выводка (конец апреля — начало мая) размножение прекращается на все время паводка (Новикова, Лалазаров, Дюнин, Палажченко, 1935; Романова, 1944; Кондрашкин, 1948, 1950). Это положение подтверждается и нашими, правда небольшими, материалами. В 1951 г. первая самка, находящаяся в состоянии второй беременности, была добыта 7 июня. Позже, до конца нашей работы в этом районе (середина июня), мы подобных случаев не регистрировали. Видимо, массовая беременность началась с конца июня — начала июля (паводок в 1951 г. был ранний). Сущность тормозящего влияния паводка на размножение водяных крыс дельты Волги заключается, вероятно, в резком ухудшении кормовых условий. В течение всего половодья зверьки питаются преимущественно корой деревьев или же сухой, малопитательной растительностью на песчаных «гривах». Может быть, имеют влияние и физиологические особенности: необычайность обстановки, отсутствие привычных внешних раздражителей, стимулирующих начало полового цикла.

Перерыв в размножении на время паводка — явление ежегодное. Но в годы с высокими паводками этот перерыв, видимо, более длителен. Поэтому он может играть некоторую роль в снижении темпа нарастания численности в последующие сезоны.

Наконец, необходимо упомянуть и о роли хищников. Для дельт южных рек характерно обилие пернатого населения. Во время паводка многие птицы в большом количестве истребляют водяных крыс. Кроме типичных хищников, за крысами охотятся и такие виды, как сороки, вороны, грачи, многие цапли, чайки и др. (Воробьев, 1936; Формозов, 1947). Массовые скопления водяных крыс, открыто сидящих на ветвях деревьев, создают очень благоприятные условия для охоты на этих зверьков. Истребляют водяных крыс и мелкие четвероногие хищники. В 1951 г., работая в дельте, мы неоднократно находили дупла затопленных деревьев, заселенные горностаем. Эти

дупла всегда находились в местах, изобилующих водяными крысами. В дуплах и возле них постоянно можно было найти остатки недавно загрызенных крыс и старые, уже высохшие обрывки их шкурок. Нередко удавалось видеть и самих горностаев; иногда мы находили на месте, с которого был вспугнут хищник, только что загрызенных крыс. А. Т. Романова (1944) указывает на большое значение лисицы в истреблении водяных крыс. Названный автор, а также Г. А. Кондрашкин (1948) считают деятельность хищников одной из основных причин снижения численности водяных крыс дельты Волги во время паводка.

В луговых поймах влияние паводка на численность водяных крыс остается таким же, как и в дельтах. Высокие и длительные паводки ведут к снижению численности водяных крыс. А. Н. Формозов (1947) приводит график заготовок водяных крыс по Сталинградской области, показывающий четкую обратную зависимость между уровнем паводка и числом заготовленных шкурок.

В районе Саратова высокая численность водяных крыс отмечена в 1928—1931 гг. при паводках средней и малой высоты. Предшествующий, 1927-й год также характеризовался средней высотой паводка. В 1932 г. численность крыс резко упала и держалась на низком уровне до второй половины лета 1933 г., что, видимо, является следствием высокого паводка 1932 г. (Бердников, Молодцова, Кайзер, 1935; Формозов, 1947).

В пойме Днепра, по данным М. Зубаровского (1935), «массовое размножение» водяных крыс наблюдалось в 1931 г. Предыдущий, 1930-й год характеризовался очень низким уровнем полых вод, в 1929 г. паводок был средний по высоте (Милютин, 1938). В 1933 г., когда численность водяных крыс еще не успела восстановиться, вновь наступили неблагоприятные гидрологические условия. После очень высокого и длительного паводка в течение лета еще три раза наблюдался подъем уровня воды. Естественным следствием такого непостоянства уровней явилось резкое падение численности водяных крыс, наметившееся еще при паводке 1931 г. (Зубаровський, 1935).

Значительный подъем численности водяных крыс в пойме Дона в 1936—1938 гг. также был подготовлен низким уровнем полых вод в предшествующие 3 года (Формозов, 1947). Число примеров можно было бы увеличить.

Конкретные причины, вызывающие здесь снижение численности водяных крыс при высоких паводках, в общих чертах те же, что и в дельтовых поселениях. Но относительное значение их несколько изменяется. Сильно увеличивается роль гибели зверьков непосредственно от затопления. Если в дельтах наступление воды идет «одностороннее», постепенно оттесняя крыс из центральной, пониженной части островков суши к возвышенным берегам протоков, то в луговых поймах вода, растекаясь по низинам, очень быстро окружает отдельные участки суши, и крысы вынуждены спасаться вплавь. Миграции крыс из затапливаемых участков принимают иногда массовый характер (В. Е. Ушаков, 1927; Зверев, Пономарев, 1930).

Несомненно, что такие миграции заканчиваются массовой гибелью водяных крыс. В годы высоких паводков, когда количество пригодных для спасения водяных крыс «грив» сокращается, гибель, естественно, возрастает. Особо нужно отметить гибель молодняка, так как в поймах среднего и нижнего течения рек паводок обычно застает молодых либо только что вышедшими из нор, либо еще в норах.

В более северных районах, где паводок происходит вскоре после вскрытия рек, много крыс гибнет во время ледохода. Э. А. Бекштрем (1928) в Рязанской области после ледохода насчитывал местами несколько десятков трупов водяных крыс на протяжении 1 км.

Как и в дельтах, концентрация крыс на небольших по площади «гривах» создает условия, благоприятные для развития эпизоотий.

Деятельность хищников во время паводка заметно сказывается только в начале его. В это время водяные крысы, не успевшие мигрировать с затапливаемых участков, часто появляются на поверхности земли, так как высокое поднятие грунтовых вод лишает их возможности норения. Растительность в это время еще невысокая, редкая и не служит сколько-нибудь надежным укрытием. Все это создает благоприятные условия для хищников, в первую очередь пернатых. В истреблении водяных крыс, кроме хищных птиц, принимают участие также вороны, грачи и некоторые другие виды, как мы это наблюдали в Волго-Ахтубинской пойме 8 мая 1952 г., когда в районе наших работ пойма была уже в значительной степени затоплена.

Эти наблюдения позволяют нам предположить, что в условиях низкой луговой поймы, при отсутствии крупной растительности на «гривах», имеет место массовое истребление водяных крыс птицами в первую половину паводка.

В дальнейшем, когда сохранившаяся часть популяции водяных крыс распределяется по высоким незатапливаемым участкам, роль пернатых хищников в истреблении этих грызунов падает, так как норный образ жизни крыс делает затруднительной их добычу. Кроме того, вскоре подрастает густая растительность, укрывающая зверьков в тот период, когда поднявшиеся грунтовые воды и здесь выгоняют их на поверхность.

Ухудшения кормовых условий во время паводка в луговых поймах нет, так как «гривы», на которых спасаются зверьки, густо покрыты сочной растительностью. Нет и перерыва в размножении.

В лесных поймах условия переживания паводка относительно более благоприятны, чем в луговых поймах и дельтах. Наличие многочисленных убежищ (кучи хвороста, дупла и т. п.) в непосредственной близости от водоемов исключает необходимость дальних миграций и снижает гибель зверьков от затопления. Уничтожение водяных крыс хищниками имеет место и здесь. Мы наблюдали в Хоперском заповеднике случаи нападения на водяных крыс норки, подорлика и некоторых других хищников. Но благодаря тому, что крысы здесь обладают достаточно надежными укрытиями в виде дупел, куч хвороста и т. п., деятельность хищников не оказывает такого истребительного влияния, как в более открытых типах пойм. Прекращения размножения на время паводка мы в 1951 г. в пойме Хопра не наблюдали, хотя здесь, как и в дельте Волги, крысы питались в этот период только корой. Спаривание здесь начинается до паводка или в самом начале его, а роды приходятся на период наивысшего уровня воды и последующего спада ее. Таким образом, самки родят молодых в убежищах, которым уже не угрожает затопление. Ко времени начала второго размножения пойма уже свободна от полых вод, и зверьки имеют в своем распоряжении большое количество сочного зеленого корма.

При высокой численности водяных крыс возможно возникновение эпизоотий в местах переживания паводка. Однако степень концентрации водяных крыс в местах спасения не находится в прямой зависимости от высоты паводка, так как крысы спасаются здесь не на «гривах», а на деревьях.

Все сказанное заставляет нас предположить, что связь колебаний численности водяных крыс с высотой весеннего паводка в лесных поймах выражена значительно слабее, чем в луговых поймах и дельтах. К сожалению, литературный материал по этому вопросу ничтожно мал. В подтверждение высказанного предположения мы можем лишь ука-

зать, что в Хоперском заповеднике повышению численности водяных крыс в 1937—1940 гг. предшествовали годы с низкими уровнями полых вод; напротив, высокая численность этих грызунов в 1949—1950 гг. отмечена после нескольких лет с высокими и очень высокими паводками (В. П. Красовский, личное сообщение).

В поймах высокого уровня следует ожидать совсем иного характера влияния высоты паводка на численность водяных крыс. В годы с низкими паводками пойма не затопляется или затопляется лишь частично. Мелкие водоемы пересыхают. В сохранившихся водоемах уменьшается площадь зеркала воды и обсыхают прибрежные заросли гигрофильной растительности, сохраняясь лишь в виде узкой полосы вдоль берега водоема. Такую картину мы наблюдали, например, в 1951 г. в Бурлинском районе Западно-Казахстанской области (пойма Урала).

При наличии ряда лет с низкими паводками площадь, пригодная для заселения водяными крысами, сокращается, ухудшаются условия их существования. Все это должно привести к сокращению численности этих грызунов.

В годы с высокими паводками, напротив, наполняются все водоемы поймы, пышно развиваются прибрежные заросли и создаются благоприятные условия для интенсивного размножения и расселения водяных крыс. Кроме того, при высоких паводках всегда имеет место занос водяных крыс в пойму полыми водами. После спада воды крысы оседают по берегам пойменных водоемов и начинают размножаться. По данным Н. Н. Руковского (1947), в низовьях Урала «с каждым большим разливом из Уральской области заносится водой водяная крыса... и задерживается здесь на несколько лет». Заносы и миграции водяных крыс при половодье — явление, хорошо знакомое местному населению.

Таким образом, повышения численности водяных крыс в поймах высокого уровня следует ожидать в год с высоким уровнем паводка, а скорее всего — в ближайшие последующие годы, особенно если они также характеризуются значительным паводком.

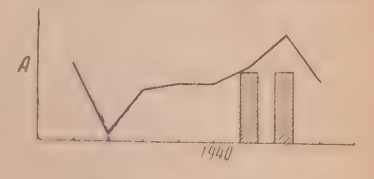
К сожалению, литературный материал по этому типу пойм очень мал. Мы в состоянии здесь проанализировать только условия «массового размножения» водяных крыс в низовьях Урала в 1949—1950 гг., пользуясь главным образом опросными сведениями и личным сообщением инженера-лесовода Ф. Н. Тихонова. В 1947 г. паводок был очень высоким. За ним следовали паводок средней высоты в 1948 г. и значительный паводок в 1949 г. Резкое повышение численности водяных крыс отмечено во второй половине лета и осенью 1949 г. Зима 1949/50 г. — морозная, малоснежная. Имели место дожди с последующим оледенением почвы. В результате наблюдалась гибель водяных крыс, но все же весной 1950 г. численность их оставалась еще значительной. Паводок в 1950 г. был ниже среднего. К осени этого года отмечено снижение численности водяных крыс. Помимо обсыхания поймы, гибель зверьков шла также, видимо, за счет скученности их и за счет деятельности хищников. В 1951 г. паводок был незначительным, пойма не затоплена. По данным нашего обследования, наименьшая (ничтожная) численность водяных крыс отмечена в окрестностях села Кирсаново (Приуральский район Западно-Казахстанской области). Здесь почти нет озерков-стариц, долго сохраняющих воду. В 1949—1950 гг. бо́льшая часть крыс держалась здесь во влажных пойменных лесах, совершенно обсохших к моменту нашего обследования.

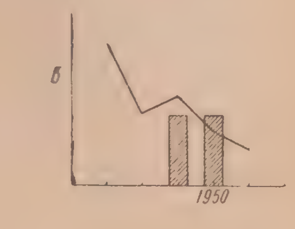
В других районах, где водяные крысы обитали по берегам пойменных озер, численность их была более заметной, но все же зверьки попадались в капканы лишь единично.

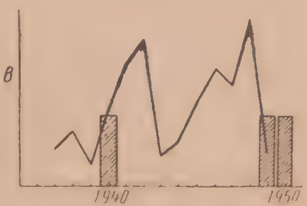
Конечно, этот единственный пример еще не дает нам права на окончательные выводы. Следует более внимательно изучить движение численности водяных крыс в поймах высокого уровня.

Таким образом, влияние весеннего паводка на численность водяных крыс оказывается неодинаковым в различных типах поселений этого грызуна. Если в дельтовых поселениях и в поселениях луговых пойм низкие паводки обеспечивают нарастание численности, а высокие — резкое ее снижение, то в лесных поймах эта связь становится менее отчетливой, а в поймах высокого уровня, видимо, меняется на обратную (см. рисунок).

Изложенные данные дают некоторый материал для составления прогнозов численности водяных крыс в пойменных биотопах. А. Н. Формозов, формулируя основные предпосылки решения этой задачи, выдвигает следующие положения: «Наиболее важными факторами, вызывающими массовую гибель водяных крыс, нужно считать: а) весенние разливы рек с уровнем паводка выше среднего; б) эпизоотии; в) неблагоприятные условия погоды. Весенние паводки, помимо непосредственного действия, благоприятствуют гибели зверьков от заболеваний и хищников. После высокого паводка (или ряда лет с таковыми) нужно ожидать низкой численности крыс... После года с низким паводком, особенно же после ряда маловодных лет, в поймах рек следует ожидать значительного роста численности крыс» (Формозов, 1947).







Соотношение величины паводка и численности водяных крыс

А — дельта Волги, Б — пойма высокого уровня (р. Урал, Западно-Казахстанская область), В — лесная пойма (р. Хопер, Воронежская область); кривая — уровень высоты паводков (в условных величинах); столбики — годы высокой численности водяных крыс

Нам кажется, что эти положения следует дополнить указанием на различный характер влияния паводка на численность водяных крыс в разных типах пойм. Кроме того, при составлении прогнозов следует учитывать исходную для интересующего нас сезона численность водяных крыс и интенсивность их размножения.

В частности, в отношении сельского и лесного хозяйства можно дать следующие исходные положения для прогнозов численности водяных крыс. В дельтах южных рек наиболее важно знать численность крыс во время паводка (Шилов, 1953). Численность водяных крыс в этот период определяется в основном состоянием численности их осенью предыдущего года и условиями зимовки (температура, высота снежного покрова, глубина промерзания почвы). Имеет значение и эпизоотологическое состояние популяции. Концентрация крыс на «гривах» и на деревьях находится в прямой зависимости от высоты весеннего паводка.

В пойменных условиях особенно важно предвидеть численность водяных крыс к осени. Для этого прежде всего необходимо знать состояние численности их после паводка и интенсивность размножения в течение лета. При составлении долгосрочных прогнозов нужно пользоваться прогнозами высоты паводка с учетом указанных выше особенностей его влияния на водяных крыс.

Правильно налаженная служба учета численности вредных грызунов, в частности водяных крыс, — необходимое условие своевременной организации защиты сельскохозяйственных растений и лесных насаждений от этих вредителей.

Литература

Бекштрем Э. А., 1928. К биологии водяной (земляной) крысы (Arvicola terrestris terrestris L.), Охотник, № 10.

Бердников В., Молодцова Н., Кайзер Г., 1935. Туляремия в поселке Усть-Курдюм Саратовского края и ее эпидемиология, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XIV, вып. 3.

Воробьев К. А., 1936. Материалы к орнитологической фауне дельты Волги и прилежащих степей, Научн. тр. гос. заповедников, серия 1. Астраханский гос. заповедник, вып. 1.

Воронкова М., 1929. Обследование на туляремию водяных крыс (Arvicola amphibius) в Астраханском районе, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. VIII, вып. 4.

Зверев М. Д., Пономарев М. Г., 1930. Биология водяных крыс и отравленные приманки в борьбе с ними, Изв. Сиб. краев. станции защиты раст., № 4.

Зубаровський М., 1935. Водяна криса і промисел її в УРСР, Зб. праць Зоол. музею АН УРСР, № 14.

Исаков Ю. А., 1952. Опыт изучения распространения вида внутри ареала, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LVII, вып. 6.

Кондрашкин Г. А., 1948. Основные черты экологии водяных крыс (Arvicola terrestris L.) дельты Волги, Тр. научн. конф., посвящ. 25-летн. юбилею ин-та «Микроб», Саратов.— 1950. К методике количественного учета водяных крыс, Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. III, Саратов.

Милютин Н. Г., 1938. Водяная крыса Arvicola amphibius, ее биология, хозяйственное и эпидемиологическое значение, Зап. Харьковск. с.-х. ин-та, т. I(V).

Новикова Е. И., Лалазаров Г. А., Дюнин А. Г., Палажченко Е. Г., 1935. К вопросу о биологии водяной крысы, Arvicola amphibius, и об обитателях ее нор, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XIV, вып. 3.

Руковский Н. Н., 1947. Влияние разливов р. Урал на фауну Гурьевской области, Природа, № 3.

Ушаков В. Е., 1927. Нужно ли заготовлять водяную крысу? Охотник и пушник Сибири, № 8.

Формозов А. Н., 1947. Очерк экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии, Материалы по грызунам, вып. 1, изд. МОИП.

Шилов И. А., 1953. О характере вредоносной деятельности водяных крыс в лесах и посадках пойм нижней Волги и Урала, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LVIII, вып. 4.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

О РАЗМЕЩЕНИИ НЕКОТОРЫХ ТУШКАНЧИКОВ В ПЕСЧАНОЙ ПУСТЫНЕ И О МЕТОДИКЕ УЧЕТА ИХ ЧИСЛЕННОСТИ

Е. Е. СЫРОЕЧКОВСКИЙ

Кафедра зоологии позвоночных МГУ им. М. В. Ломоносова

При изучении типов поселений некоторых пустынных грызунов нами была обнаружена тесная зависимость размещения многих видов от рельефа песков. В настоящее время работами советских геоморфологов в основном разрешена проблема формирования и строения рельефа песков. Их исследования показали, что «рельеф песков — это не только не бессмысленное нагромождение неправильных бугров, а, наоборот, самый геометрический, самый закономерный и правильный тип рельефа, подчиненный единым законам» (Федорович, 1948).

Выяснив характер связи отдельных видов животных с рельефом, имея в своем распоряжении карты рельефа песков и зная строгие закономерности этого рельефа, можно правильнее разобраться в сложных особенностях распределения многих позвоночных на территории наших пустынь. В этой работе мы рассматриваем зависимость от рельефа песков размещения тушканчиков — группы, высоко специализированной и замечательно приспособленной к суровым условиям пустыни.

Материал для настоящей работы был собран автором в 1951 г. во время экспедиции Института эпидемиологии и микробиологии Академии медицинских наук СССР в Западные Кызыл-Кумы (начальник экспедиции — Н. П. Наумов).

Для целей нашей работы представляется нужным дать краткие сведения о современных взглядах на формирование рельефа песков и понятие об их классификации. Наибольшее значение для разрешения вопроса формирования рельефа песков имеют работы И. П. Герасимова, И. С. Щукина и особенно Б. А. Федоровича. На основании собственных многолетних исследований, анализа картографических материалов и привлечения к работе материалов аэрофотосъемки Б. А. Федорович, сопоставляя эти данные с характером циркуляции атмосферы над пустынными районами, пришел к заключению, что рельеф песков является в основном отпечатком на земле движения воздушных масс. Направление складок песчаного рельефа совпадает с равнодействующей господствующих в данной местности ветров (Федорович, 1940, 1948). Взаимоотношения рельефа песков и орографических преград говорят о закономерных изменениях направления песчаных скоплений и об изменении их рельефа, указывающем на обтекание этих преград ветрами (Федорович, 1948).

Наиболее распространенным типом рельефа песков, занимающим наибольшие площади в пустынях Средней Азии и распространенным почти на всей территории Западных Кызыл-Кумов, является грядовой рельеф и его видоизменения (рис. 1). Он образуется благодаря действию постоянно дующих в одном или близких направлениях ветров. Значительные пространства в некоторых районах Западных Кызыл-Кумов занимают ячеистые пески (рис. 2), образующиеся в результате действия ветров, дующих со всех сторон и примерно с равной силой (Федорович, 1948). В результате действия двух взаимопротивоположных ветров образуется рельеф, поперечный ветрам, занимающий подчиненное положение в рассматриваемой местности. Между этими тремя крайними типами ветров возможны любые переходы, дающие соответствующие типы рельефа песков.

В Западных Кызыл Кумах нами было отмечено семь видов тушканчиков: тушканчик Северцова (Allactaga severtzovi Vin.), малый тушканчик (A. elater Licht.), тарбаганчик (Alactagulus acontion Pall.), емуранчик (Scirtopoda telum Licht.), мохноногий тушканчик (Dipus

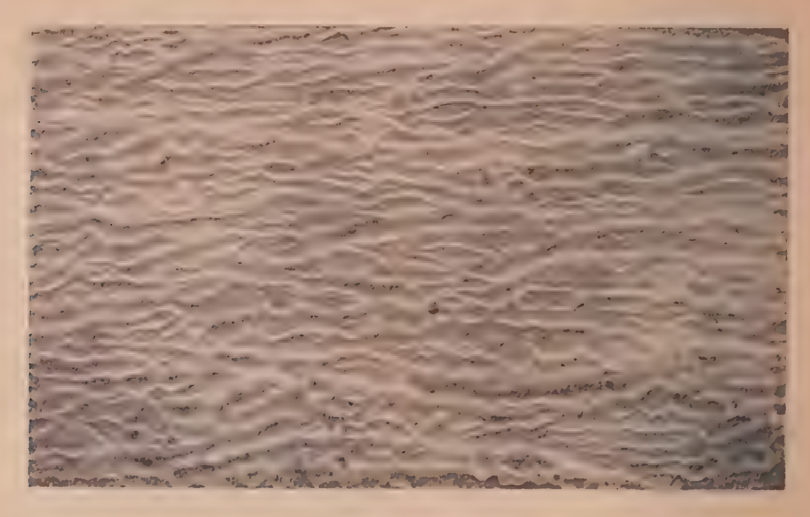


Рис. 1. Дихотомирующие грядовые пески. Фото Б. А. Федоровича (снимок сделан с самолета с высоты 3000 м)



Рис. 2. Ячеистые пески. Фото Б. А. Федоровича (снимок сделан с самолета с небольшой высоты)

sagitta Pall.), гребнепалый тушканчик (Paradipus ctenodactylus Vin.) и тушканчик Лихтенштейна (Eremodipus lichtensteini Vin.). Первые четыре вида населяют в обследованной местности такыры и плато и в песках встречаются только по межгрядовым понижениям с плотной почвой, последние же три, которых мы будем называть «песчаными», являются типичными обитателями песков.

Поселения «песчаных» тушканчиков приурочены к вершинам (гребням) гряд, ячей и т. п. Это явление можно объяснить следующим образом. Как известно, эволюция тушканчиков «шла по пути выработки способности стремительного бега на задних конечностях, а также способности рыть особого устройства норы с замаскированными запасными выходами, позволяющими животному неожиданно и часто незаметно для хищника, раскапывающего нору, выскакивать из норы и быстро скрываться из его поля зрения» (Виноградов, 1937)

Группа трехпалых тушканчиков (подсемейство Dipodinae), основу которой в нашей фауне составляют указанные выше «песчаные» тушканчики, пошла по пути приспособления к жизни в сыпучих песках[1]. Представители этой группы «в совершенстве приспособлены к передвижению по рыхлой поверхности и рытью нор в песчаном грунте» (Виноградов и др., 1948). Наиболее очевидным морфологическим приспособлением к рыхлому субстрату у Dipodinae является наличие «щетки» из упругих волосков на пальцах (Виноградов, 1937; Формозов, 1928). Действительно, благодаря действию «щеток», нагрузка на 1 $см^2$ площади следа у мохноногого тушканчика составляет 20—60 г (Казанцева и Фенюк, 1937), а у гребнепалого тушканчика — даже 15—20 г (наши данные), тогда как у лошади, например, давление на 1 $см^2$ следа равно 1500—2200 г. К адаптациям к жизни в песке можно также отнести наличие у «песчаных» тушканчиков длинных волос в ушной раковине, не допускающих засыпание туда песка (Казанцева и Фенюк, 1937).

Вполне естественно, что «песчаные» тушканчики, приспособленные к жизни в сыпучих песках и предпочитающие открытые пространства, не заселяют межгрядовых понижений, имеющих плотные почвы и склоны, обычно обладающие уплотненным грунтом и более или менее густым покровом растений, а предпочитают «обарханенную» вершину гряды.

Таким образом, зная привязанность поселений «песчаных» тушканчиков к определенным элементам рельефа песков — вершинам (гребням) гряд, ячей и т. п., — мы получаем возможность судить о типах поселений этих грызунов в песчаной пустыне.

Типология поселения «песчаных» тушканчиков на всей территории Западных Кызыл-Кумов нами не была разработана достаточно полно главным образом из-за отсутствия простых методов учета численности этих грызунов. Более подробное изучение поселений двух видов «песчаных» тушканчиков (мохноногого и гребнепалого) было проведено в сентябре 1951 г. в грядовых песках в окрестностях колодца Байчувак.

Здесь умеренно ветвящиеся гряды достигают 10—15 м высоты при ширине у основания — 50—60 м. Ширина межгрядовых понижений доходит до 100—150 м. Вершины гряд как обычно более или менее обарханенные, обладают сыпучим и подвижным грунтом и имеют обедненную растительность, состоящую из «подвижных группировок пионеров пескозакрепителей» (Коровин, 1934). Здесь растут селин, редкие кусты белого саксаула, кандым. Склоны, имеющие умеренно уплотненный песчаный грунт, наиболее богаты растительностью как по числу видов, так и по обилию. Здесь находят наиболее благоприятные условия белый саксаул и другая древесно-кустарниковая растительность, несколько видов калигонумов, песчаная акация и др. Много здесь ферулы, акантофилюма, гелиотропов. В первую половину лета склоны покрываются густым покровом песчаной осоки. Межгрядовые понижения в данном случае занимают сильно уплотненные такыровидные почвы, иногда опесчаненные.

[1] Исключение составляет емуранчик, обитающий в основном на твердых почвах.

Для мохноногих тушканчиков, обитающих в грядовых песках, характерен ленточный тип поселений. Ленты поселений расположены по гребням гряд, удалены друг от друга на 30—100 м—соответственно ширине межгрядовых понижений. Поселения то представляют собою более или менее прямые линии, то ветвятся, следуя изгибам песчаных гряд. Густота населения тушканчиков в отдельных ленточных поселениях весьма различна и закономерно изменяется соответственно характеру гряд. Дело в том, что обычно в грядовом рельефе невысокие песчаные гряды чередуются с более высокими. Высокие гряды

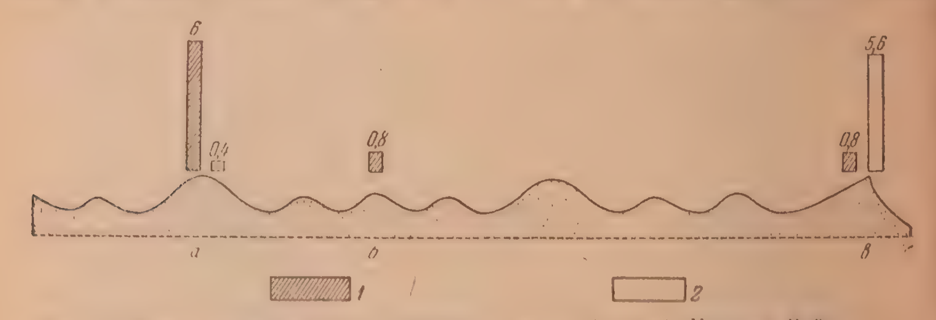


Рис. 3. Схема размещения тушканчиков в песках (разрез). Колодец Байчувак

1 — мохноногий тушканчик, 2 — гребнепалый тушканчик; а — высокие гряды, б — низкие гряды, в — барханные пески; цифры над столбиками — среднее число зверьков на 1 га

в полтора-два раза выше мелких. Обычно за тремя-четырьмя невысокими грядами следует одна высокая и т. д. (рис. 3). Такие гряды разных «категорий величины» образуются вследствие воздействия на поверхность песка различных слоев атмосферы, отличающихся особенностями движения ветрового потока. Подобное явление распространено по всем песчаным пустыням Средней Азии (Б. А. Федорович, устное сообщение). Гребни более высоких гряд сильнее обарханены, имеют слабо закрепленный грунт, и «песчаные» тушканчики, предпочитающие слабо закрепленные пески, значительно гуще заселяют высокие гряды. Гребни мелких гряд мохноногие тушканчики заселяют неравномерно, выбирая для своих нор участки, наименее закрепленные растительностью. Данные учета мохноногих тушканчиков на мелких и крупных грядах приведены в таблице. Учеты велись на площадках по 0,25 га.

Вид	Число учетных площадок	Учтенная площадь в га	Средн. число зверьков на 1 га
I. Низкие гряды			
Dipus sagitta	15	3,75	0,8
Paradipus ctenodactylus	15	3,75	—
II. Высокие гряды			
Dipus sagitta	15	3,75	6,0
Paradipus ctenodactylus	15	3,75	0,4
III. Барханные пески			
Dipus sagitta	10	2,5	0,8
Paradipus ctenodactylus	10	2,5	5,6

Поселения гребнепалых тушканчиков в окрестностях колодца Байчувак также имеют ленточный характер. В грядовых закрепленных песках этот тушканчик, «характерный для голых барханных песков» (Виноградов, 1937), селится только по высоким грядам, и то в очень небольшом количестве: на 15 площадках по 0,25 га мы насчитали шесть тушканчиков, что составляет 0,4 зверька на 1 га. Типичное местообитание гребнепалых тушканчиков в Западных Кызыл-Кумах — разбитые барханные пески; обязательным условием является наличие на барханах кустарниковой растительности — песчаной акации, саксаулов и т. д. Строгость линейности поселений гребнепалых тушканчиков в разбитых песках часто нарушается вследствие нарушения правильности линий самого песчаного рельефа и большей равномерности условий обитания.

Мохноногие тушканчики в разбитых песках почти не встречаются. Таким образом, мохноногий и гребнепалый тушканчики в местах их совместного обитания обычно почти взаимоисключают друг друга в своем распределении (рис. 3).

Тушканчик Лихтенштейна не был нами обнаружен в районе колодца Байчувак. По наблюдениям в окрестностях колодцев Байнияки и Учтаган, где этот вид обычен, можно заключить, что поселения у местообитания тушканчика Лихтенштейна очень схожи с таковыми у мохноногого тушканчика.

Как показали наблюдения, ленточные поселения «песчаных» тушканчиков распространены почти по всей территории Западных Кызыл-Кумов. Подчиненное положение занимают поселения этих грызунов в ячеистых песках. Здесь «песчаные» тушканчики селятся по наиболее возвышенным элементам рельефа, где поверхность песка особенно слабо закреплена. Гребнепалый тушканчик в ячеистых песках, как правило, не встречается.

Выше было сказано, что основные затруднения при работе с тушканчиками возникают из-за отсутствия простых методов учета этих грызунов.

Между тем для целей народного хозяйства и здравоохранения необходимы простые и дешевые методы учета численности тушканчиков.

В настоящее время общепринят метод учета численности тушканчиков, разработанный Ю. М. Казанцевой и Б. К. Фенюком (1937). Сущность этого метода заключается в следующем: «на полугектарных площадках рано по утрам, пока при косых солнечных лучах мелкие предметы сохраняют свою рельефность и хорошо видны, разыскиваются норы тушканчиков... и отмечаются кольшиками. Днем все обнаруженные норы раскапываются, а добытые или убежавшие зверьки сосчитываются». (Общая инструкция по службе учета и прогноза численности грызунов для противоэпидемических учреждений, 1951).

Основная трудность этого метода заключается в раскопке нор тушканчиков.

Мы считаем возможным для учета «песчаных» тушканчиков ограничиться только подсчетом нор на учетных площадках. Известно, что встретить в одной норе более одного тушканчика можно только в тот период, когда при самках находятся молодые зверьки, не способные к самостоятельной жизни [Виноградов и Аргиропуло, 1941; Казанцева и Фенюк, 1937; Синичкина (Попова) и Волынкин, 1950, и др.]. В остальное время, т. е. весной, до появления молодых, и осенью, после того как все молодые начнут самостоятельную жизнь, тушканчики живут всегда только по одному в норе. В это время и возможен учет численности «песчаных» тушканчиков подсчетом нор, так как числу нор на определенной территории (учетной площадке) точно соответствует число тушканчиков, обитающих на данной площади.

Для выяснения сроков, удобных для учетов «песчаных» тушканчи

ков, необходимо представлять себе динамику возрастного состава популяции этих грызунов в течение всего сезона. Нам не удалось подробно проследить динамику состава популяции «песчаных» тушканчиков в Кызыл-Кумах, и поэтому для выяснения общей картины мы считаем возможным воспользоваться солидными материалами по размножению мохноногих тушканчиков Ю. М. Казанцевой и Б. К. Фенюка (1937), собранными в Волжско-Уральских песках в 1935 году.

Время, удобное для весеннего учета мохноногих тушканчиков подсчетом нор, приходится здесь на апрель, когда популяция целиком состоит из взрослых зверьков, и май, когда процент молодых еще невелик — всего 7,5%. Начинать весенний подсчет тушканчиков можно вскоре после пробуждения их от зимней спячки. В Волжско-Уральских песках мохноногие тушканчики пробуждаются уже в середине марта и «тут же приступают к усиленному строительству летних нор» (Казанцева и Фенюк, 1937). Осенний учет, исходя из данных Ю. М. Казанцевой и Б. К. Фенюка, можно начинать с октября и продолжать до времени впадения тушканчиков в спячку, которая, по данным авторов, начинается в тех местах с начала ноября.

По нашим данным, осенний учет мохноногих тушканчиков в Западных Кызыл-Кумах можно начинать уже в сентябре, так как процент молодых зверьков в популяции в это время уже очень невелик. Так, с 15 по 31 сентября нами были разрыты 32 норы мохноногих тушканчиков и из каждой всегда добывалось только по одному взрослому или полувзрослому зверьку.

В выборе сроков для учетов гребнепалых тушканчиков можно исходить из немногих имеющихся данных о периодических явлениях в их жизни. По данным В. А. Стальмаковой (1945), проводившей наблюдения в окрестностях Репетека, гребнепалый тушканчик спит с начала декабря до середины февраля. Первая беременная самка, имевшая три эмбриона по 20—22 мм длиной, была поймана этим же исследователем в 1940 г. 21 апреля.

О сезонной жизни тушканчика Лихтенштейна никаких данных ни в литературе, ни у нас не имеется.

Во всяком случае, весенний учет всех «песчаных» тушканчиков можно смело проводить по крайней мере в течение месяца после их пробуждения от зимней спячки, так как развитие тушканчиков в утробе матери длится по меньшей мере 20—30 дней (у мохноногого тушканчика — 25—30 дней).

Видовая принадлежность нор при учетах «песчаных» тушканчиков в местах их совместного обитания определяется по характеру входных отверстий нор, описанному в ряде работ (Виноградов и Аргиропуло, 1931; Казанцева и Фенюк, 1937; Стальмакова, 1945). Мы можем добавить к этому, что строение нор у гребнепалых тушканчиков, вероятно, не везде одинаково: Б. С. Виноградов и А. И. Аргиропуло (1931) и В. А. Стальмакова (1945) в Восточных и Юго-Восточных Кара-Кумах всегда находили открытые норы этого тушканчика; мы же в Западных Кызыл-Кумах наряду с очень небольшим числом открытых нор, обычно наблюдали норы, закрытые «пупочкой», наподобие нор мохноногого тушканчика. Каких-либо резких различий в строении входных отверстий нор мохноногих тушканчиков и тушканчиков Лихтенштейна нами не было замечено. До более тщательной разработки этого вопроса можно рекомендовать для ориентировочного определения соотношения численности этих видов раскопку определенного числа нор, взятых без выбора в разнообразных стациях, с последующим определением добытых зверьков.

Мохноногие тушканчики, как правило, долго живут в одной норе — до 2—2,5 месяцев (Казанцева и Фенюк, 1937). Входные отверстия покинутых (нежилых) нор всех «песчаных» тушканчиков очень быстро

разрушаются (на первое же утро). К тому же входные отверстия нежилых нор всех «песчаных» тушканчиков и очень редко устраиваемых мохноногим тушканчиком временных хорошо отличаются от характерных входных отверстий жилых нор. Гребнепалый тушканчик, по данным В. А. Стальмаковой (1945), временных нор никогда не делает. Делает ли временные норы тушканчик Лихтенштейна, неизвестно.

Все это позволяет думать, что ошибки при учетах «песчаных» тушканчиков, связанные с неверным определением нор, должны быть очень невелики.

Следует отметить, что в дождливую погоду учеты проводить нежелательно, так как «пупочки» тушканчиков сохраняются в это время до 2—3 дней, что может несколько нарушить картину учета.

В ленточных поселениях, при экстраполяции учетных данных на всю площадь, желательно закладывать вытянутые площадки (50 × 100 м, 25 × 200 м), ориентированные поперек поселений (поперек гряд) с таким расчетом, чтобы равно охарактеризовать учетом и гряды и межгрядовые понижения. При желании охарактеризовать густоту населения тушканчиков в отдельных ленточных поселениях нужно закладывать площадки вдоль поселений — по гребням гряд. Мы при таких учетах обычно закладывали площадки 25 × 100 м (0,25 га). Вместо площадок можно рекомендовать прокладывание учетных лент (маршрутов) шириной в 4—5 м и произвольной длины, с просчетом нор тушканчиков по ходу маршрута. При учетах в сплошных поселениях (ячеистые пески) учетные площадки можно ориентировать как угодно, но нужно следить за тем, чтобы площадка одинаково включала в себя все элементы песчаного рельефа (разнообразие условий обитания).

В заключение следует отметить, что, применив при учете «песчаных» тушканчиков метод подсчета нор, мы смогли вести учеты примерно в 10—12 раз быстрее, чем методом раскопки нор. Естественно также, что подсчет нор ведется с несравненно меньшей затратой физических сил, чем трудоемкая и требующая особой сноровки раскопка их.

Литература

Виноградов Б. С., 1937. Тушканчики. Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, вып. 4, М.— 1948. Приспособление животных к жизни в пустыне, Животный мир СССР, т. 2. Зона пустынь, М.—Л.

Виноградов Б. С. и Аргиропуло А. И., 1931. Биологические наблюдения над тушканчиками, Ежегодн. Зоол. музея, т. 32, вып. 2.

Герасимов И. П., 1937. Основные черты развития современной поверхности Турана, М.

Казанцева Ю. М. и Фенюк Б. К., 1937. К биологии мохноногого тушканчика, Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та, 1 (14), вып. 1.

Коровин Е. П., 1934. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, М.

Общая инструкция по службе учета и прогноза численности грызунов для противоэпидемических учреждений, 1951, Саратов.

Синичкина (Попова) А. А. и Волынкин А. А., 1950. Методы учета и численность мохноногих тушканчиков, Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 3, Саратов.

Стальмакова В. А., 1945. К экологии гребнепалого тушканчика в Кара-Кумах, Изв. Туркменск. филиала АН СССР, № 3—4.

Федорович Б. А., 1940. Роль ветра в формировании песчаного рельефа пустынь, Тр. Ин-та географии АН СССР, т. 36. — 1948. Вопросы происхождения и формирования песчаного рельефа пустынь, там же, вып. 39. Проблемы геоморфологии.

Формозов А. Н., 1928. О пустынном элементе в фауне южной части Восточной Европы, ДАН СССР, 20—21.

Щукин И. С., 1948. Вопросы происхождения рельефа пустынь, Тр. Ин-та географии АН СССР, вып. 39. Проблемы геоморфологии.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ТОКСОПЛАЗМОЗ

(Обзор)

Д. Н. ЗАСУХИН и С. Г. ВАСИНА

Институт малярии, медицинской паразитологии и гельминтологии Минздрава СССР

1. Введение

Теоретические исследования и обобщения акад. Е. Н. Павловского о природной очаговости трансмиссивных болезней оказались весьма ценными в практическом отношении и открыли перед советскими научными работниками новые перспективы для дальнейших исследований, направленных к тому, чтобы полностью разобраться в ряде вопросов эпидемиологии и эпизоотологии заболеваний, относящихся к этой группе, и разработать комплексы мероприятий борьбы с ними и их профилактики.

Одним из таких заболеваний, однако еще недостаточно изученным в настоящее время, относящимся, видимо, к группе заболеваний с природной очаговостью, является токсоплазмоз человека, млекопитающих и птиц.

Несмотря на то, что возбудитель этого заболевания у млекопитающих был открыт свыше 40 лет назад, только сравнительно недавно было выяснено, что этот паразит может вызывать тяжелое заболевание у людей и домашних животных.

В 1908 г. Ш. Николь и Л. Мансо (Nicolle et Manceaux) обнаружили в Тунисе у грызунов гонди (Ctenodactylus gondii) паразитов, которых они вначале считали за лейшманий. Однако детальное изучение найденных паразитов показало, что они представляют собой особую группу организмов. Авторами эти паразиты были отнесены к роду Toxoplasma и названы Toxoplasma gondii Nicolle et Manceaux, 1909.

Начиная с 1909 г. различными исследователями были описаны токсоплазмы у многих животных: у рыб[1] (Якимов, 1928), у рептилий, у птиц, домашних и диких млекопитающих и у человека. Из млекопитающих токсоплазмы описаны у следующих животных: у кролика (Oryctolagus cuniculus) в Бразилии (Splendore, 1908; Bierring-Sorensen, 1951 и др.), у зайцев (Lepus europaeus) в Дании (Christiansen a. Siim, 1951 и др.), у морских свинок (Cavia cobaya) в США (Sabin, 1942; De Rodaniche a. de Pinzon, 1949 и др.), у крыс (Rattus norvegicus) в США и Норвегии (Perrin, Brigham, Pickens, 1943; Eyles, 1952), у шиншилл (Chinchilla sp.) в Южной Америке (Keagy, 1949), у домашней мыши (Mus musculus) в Италии (Sangiorgi, 1913 и др.), у полевок (Microtus agrestis) в Англии (Elton с сотрудниками, 1931; Findlay a. Middleton, 1934, и др.);

[1] Принадлежность паразитов, морфологически сходных с токсоплазмами, описанных у рыб и рептилий, может быть подвергнута сомнению. Попытки некоторых авторов вызвать экспериментальную инфекцию токсоплазмоза у амфибий окончились безуспешно (Козар, 1952).

у сусликов (Citellus pygmaeus) в СССР (Засухин и Гайский, 1930); у собак (Canis familiaris) в Италии, Германии, США, Тунисе и др. (Якимов и Коль-Якимова, 1912; Blanc, 1917; Boez, 1921; Nicolau et Kopciowska, 1935; Machattie, 1939; Olafson a. Monlux, 1942; Mac Intyre a. Treven, 1948; Langham a. Sholl, 1949; Grocott, 1950; Josper, 1951; Fankhauster, 1951; Moulton a. Linton, 1953 и др.), у овец (Ovis aries) в Австралии, США (Olafson a. Monlux, 1942; Wickman a. Carna, 1950), у свиней (Sus scrofa domestica) в США (Ferrel, Decton, Chamberlain a. Cole, 1952); у обезьян (Stentor, anthropopithecus и др.) в Африке (Coles, 1914; Levaditi et Schoen, 1932; Kopciowska et Nicolau, 1938; Cowen a. Wolf, 1945), и у некоторых других млекопитающих.

. Помимо млекопитающих, токсоплазмы (патогенные для млекопитающих) были найдены также у птиц: у голубей[2] (Columba livia) в Америке, Африке (Janson, 1944; Wictor, 1950; Jacobs, Melton, Jones, 1952; Jacobs a. Melton, 1952, и др.), у кур (Gallus gallus) в Норвегии (Erichsen a. Harboe, 1953), у глухарей (Tetrao urogallus) в Швеции (Borg, 1953); у тетеревов (Lyrurus tetrix) в Швеции (Borg, 1953). У кур и голубей токсоплазмы даже вызывали эпизоотии.

У многих птиц, помимо токсоплазм, патогенных для млекопитающих, описаны паразиты, видимо, близкие к токсоплазмам, которые ранее объединялись в один род Toxoplasma. Впервые они были описаны Лавераном и названы им в честь В. Я. Данилевского Toxoplasma danilewskii Laveran, 1901. Однако эти «птичьи токсоплазмы», видимо, следует отнести к другому роду — Atoxoplasma (Garham, 1950).

Что касается токсоплазмоза у человека, то отрывочные данные об этом заболевании были опубликованы А. И. Федорович в 1916 г. в России, А. Чалмерсом и А. Камаром (Chalmers a. Kamar) в 1920 г. в Африке, Янку (Jankû) в 1923 г. в Чехословакии и многими другими авторами в других странах.

Более обстоятельное изучение токсоплазм было начато после 1939 г., когда их удалось выделить от морских свинок (Sebin a. Olitsky и др.), а затем от человека и начать экспериментальное изучение вызываемого ими заболевания в клинике и в лаборатории на животных.

Работами ряда авторов на основании отсутствия специфичности токсоплазм к тем или иным видам млекопитающих и на основании иммунологических исследований было показано, что у человека и у домашних и диких млекопитающих имеется только один возбудитель токсоплазмоза, который встречается также у голубей, кур и некоторых других птиц. Таким образом, многочисленные виды токсоплазм, описанные разными авторами у разных млекопитающих, нужно свести в синонимы, а токсоплазм, паразитирующих у всех млекопитающих и человека, отнести к одному виду — Toxoplasma gondii Nicolle et Manceaux, 1909.

Оказалось, что эти паразиты имеют весьма широкий круг хозяев и имеется много источников для заражения ими человека и домашних животных.

2. Морфология и биология токсоплазм

Toxoplasma gondii имеет форму удлиненного овала, напоминающую зерно миндаля, мерозоиты кокцидий и гаметоциты возбудителя тропической малярии. Концы паразита — оба или с одной стороны — иногда заострены. Размеры паразита — от 4 до 7μ в длину и 2—4 μ в ширину (рис. 1). Необходимо иметь в виду, что величина и форма паразита в значительной степени могут изменяться в зависимости от способа обработки препарата. Так, на сухих препаратах-мазках размеры его больше, чем на препаратах, приготовленных после влажной фиксации или на гистологических срезах. Оболочка паразита на препаратах, обработанных обычным способом, незаметна. Протоплазма

---

[2] Токсоплазмы, выделенные от человека, морских свинок, зайцев, собак, свиней и голубей, обстоятельно изучены как в отношении морфологических признаков, так и по их патогенности для лабораторных животных и по иммунологическому сходству со стандартными штаммами токсоплазм.

окрашивается по методу Романовского в голубые тона разных оттенков.

В некоторых случаях между ядром и заостренным концом паразита на окрашенных по Романовскому препаратах видна небольшая гранула, окрашивающаяся в тон ядра.

Ядро на разных стадиях развития паразита имеет различное строение. На сухих мазках, окрашенных по методу Романовского, оно кажется состоящим из скопления рубиново-красных глыбок и гранул, расположенных в центре паразита. Оболочка ядра при таком методе окраски незаметна. На препаратах, окрашенных после влажной фиксации, ядро имеет форму пузырька с ясно заметной оболочкой. Внутри ядра находится одна или несколько хроматиновых глыбок и очень мелких гранул. Реакция Фельгена с содержимым ядра токсоплазм дает отчетливый положительный результат (Засухин, 1934).



Рис. 1. Toxoplasma gondii

Токсоплазмы способны передвигаться; движения их — скользящего типа. Внутрь клеток они проникают, производя вращательные движения (Schmidt-Hoensdorf, 1953).

В организме зараженного животного токсоплазмы встречаются поодиночке, парами или ввиде скоплений «псевдоцист». Они или лежат свободно, или заключены в протоплазму различных клеток: моноцитов, клеток системы макрофагов Мечникова, клеток нервной системы и др. Токсоплазмы не являются паразитами эритроцитов. Размножение токсоплазм происходит путем деления надвое. Некоторые авторы описывали процесс шизогонии (Chatton et Blanc, 1917), однако эти данные не получили в дальнейшем подтверждения.

Культивирование токсоплазм удается на развивающихся куриных и утиных эмбрионах (MacFarlane a. Ruchman, 1948) и в культуре тканей (Meyer a. Oliveria, 1946; Jacobs, 1953; Schmidt-Hoensdorf u. Holz, 1953). На куриных эмбрионах токсоплазмы развиваются достаточно быстро, однако вирулентность их обычно понижается. Попытки культивировать их на разнообразных средах, обычно применяемых для культивирования простейших, бактерий и грибков, неизменно оканчивались неудачей.

У лабораторных животных при заражении токсоплазмами разными методами паразиты в большом количестве могут быть найдены в легких, печени, селезенке, стенках кишечника, мозгу и других органах. В крови паразиты появляются только периодически и обычно в небольшом количестве.

Большинство авторов справедливо относят токсоплазмы к типу простейших (Protozoa). Некоторые авторы считают, что токсоплазмы относятся к классу жгутиковых (Cross, 1947) и сближают их с лейшманиями (Westphal, 1953); другие считают, что токсоплазмы следует отнести к классу споровиков (Sporozoa).

Одной из характерных особенностей токсоплазм является то, что к этим паразитам оказываются восприимчивыми, видимо, все млекопитающие, некоторые птицы, а возможно, и представители некоторых других классов позвоночных животных. Других паразитов, особенно среди споровиков, с таким широким кругом потенциальных хозяев неизвестно.

Токсоплазмы оказались сравнительно мало устойчивыми по отношению к различным факторам внешней среды, Так, они довольно быстро (в течение нескольких часов) погибают при хранении в физиологическом растворе. При хранении токсоплазм в течение 24 час. в

физиологическом растворе вместе с сывороткой, в снятом молоке и в обычном бульоне они оказались способными заражать лабораторных животных (Jacobs, 1953). Растертая в жидкости Тироде ткань зараженного токсоплазмами животного, находившаяся в рефрижераторе в течение 14 дней, оказалась способной заражать животных (Sebin a. Olitsky, 1937). Аналогичные данные были получены при хранении ткани в снятом стерильном молоке и бульоне (Manwell a. Drobeck, 1951; Jacobs, 1953). При длительном хранении в этих жидкостях вирулентность токсоплазм понижается (van Thiel, 1949 и др.).

Заражение лабораторных животных токсоплазмами производят разными методами – в брюшину, под кожу, в кожу, в мозг, в нос. Иногда удавалось получить заражение и путем скармливания тканей животных, зараженных токсоплазмами. Для заражения обычно используют спинномозговую жидкость (от больных или подозрительных на токсоплазмоз людей, или взвесь растертых органов (мозга, печени, селезенки и др.) погибших людей или животных. От мышей, зараженных токсоплазмами, можно брать для заражения экссудат из брюшины, в котором много токсоплазм.

При заражении в мозг обычно развивается тяжелая инфекция, которая у мышей, морских свинок, кроликов и голубей заканчивается смертью через 7 дней после заражения. У кур, собак и обезьян обычно развивается хроническая инфекция.

Тяжесть инфекции зависит в значительной степени от вирулентности штамма, применяемого для заражения, и от восприимчивости различных видов животных к токсоплазмам. Степень вирулентности токсоплазм подвержена изменчивости и может зависеть от того, на каких животных происходит перевивка этих паразитов.

При заражении животных в мозг паразиты проникают в разные участки мозга и во внутренние органы. При всех способах заражения паразиты распространяются обычно по всему организму. Как уже указывалось, в различные периоды инфекционного процесса токсоплазмы могут появляться в крови (Jacobs a. Jones, 1950; Eichwald, 1952).

У некоторых животных, как, например, у крыс и голубей, паразиты могут долгое время, свыше 2 лет, сохраняться в мозгу (Ruchman a. Fowler, 1951; Jacobs, 1953, и др.). В этих случаях паразиты располагаются целыми скоплениями и бывают заключены в оболочку, видимо, являющуюся остатком клетки хозяина. Многие авторы считают, что оболочка «псевдоцист» предохраняет паразитов от различных неблагоприятных факторов.

При вскрытии людей, погибших от токсоплазмоза, паразиты были обнаружены в клетках мышц сердца и языка, в клетках мозга и печени и других органах (Kean a. Grocott, 1947; Засухин и др., 1949, и др.).

3. Клиническая картина токсоплазмоза у человека и животных

Различают два типа токсоплазмоза у людей: 1) врожденный токсоплазмоз, проявление которого наблюдается у детей тут же после рождения или в раннем детском возрасте, 2) приобретенный токсоплазмоз у детей и взрослых.

Для типичных случаев врожденного токсоплазмоза характерны следующие клинические признаки: гидро- или микроцефалия, в головном мозге часто очаги кальцификации, желтушность, гепато- и спленомегалия, судороги и поражение органа зрения (двусторонний хориоретинит, микрофтальмия).

При токсоплазмозе плод иногда погибает в утробе матери. Если ребенок рождается с активным токсоплазмозом, то некоторое время он может казаться здоровым, а заболевание у него наступает позднее. В тех случаях, когда заболевание оканчивается выздоровлением, у некоторых детей наблюдается задержка в умственном и физическом развитии, а иногда и полная или частичная потеря зрения.

Приобретенный токсоплазмоз сопровождается нередко явлениями острого серозного энцефалита, сыпью, лихорадкой, миалгией, миокардитом, пневмонией и конъюнктивитом. Очагов обызвествления в мозгу и хориоретинита обычно не наблюдается.

Таким образом, клиническая картина токсоплазмоза характеризуется в первую очередь поражением центральной нервной системы.

При врожденном токсоплазмозе характерным является поражение глаз. Ряд авторов отмечает, что при токсоплазмозе патологический процесс обычно захватывает оба глаза. Особенно характерными являются поражение желтого пятна, очаги атрофии глазного дна, атрофия зрительного нерва. По данным Г. Фельдмана (Feldman, 1953), из 103 обследованных больных токсоплазмозом у 90% были обнаружены хориоретиниты, у 63% — очаги кальцификации в мозгу, у 56% — психомоторные нарушения и у 50% — гидро- или микроцефалия.

Прогноз заболевания при токсоплазмозе, особенно врожденном, тяжелый, так как изменения со стороны центральной нервной системы, органа зрения и некоторых других органов нередко необратимы.

С помощью реакции с красителем (см. ниже) зарубежными авторами установлено носительство токсоплазм среди различных групп населения. Обычно носительство токсоплазм выявлялось в тех случаях, когда от видимо здоровых матерей рождались больные токсоплазмозом дети. У матерей в этих случаях только серологическими реакциями удавалось обнаружить наличие токсоплазмоза.

У животных клиническая картина токсоплазмоза имеет черты сходства с токсоплазмозом у человека. У домашних животных заболевание характеризуется лихорадкой, пневмонией, расстройством деятельности центральной нервной системы, преждевременными родами, абортами и яловостью. На вскрытии — пневмония, серые фокусы в печени, язвы в кишечнике (у собак), увеличенные лимфатические железы, экссудаты, очаги некроза и кальцификации и «псевдоцисты» токсоплазм в головном и спинном мозге. Токсоплазм удается обнаружить в мазках и срезах из легких, кишечника, печени, селезенки, в лимфатических узлах и других органах.

П. Олафсон и В. Монлю (Olafson a. Monlux, 1942) дают описание клинической картины у разных животных при токсоплазмозе. У кошки, которая погибла через 11 дней после начала заболевания, наблюдалась лихорадка, анорексия, увеличение лимфатических желез и кашель. Образования, весьма напоминающие токсоплазм, были найдены при вскрытии в эндотелии сосудов, в моноцитах и в клетках легких.

Д. Н. Засухин и Н. А. Гайский (1930) у зараженных токсоплазмами сусликов на вскрытии обнаруживали патолого-анатомическую картину, напоминающую таковую при чуме (рис. 2). Клиническая картина при токсоплазмозе у собак напоминала таковую при чуме, лептоспирозе или пневмонии. Почти у всех собак, погибших от токсоплазмоза, наблюдались язвы в кишечнике. У овцы, которая погибла с явлениями поражения центральной нервной системы, были найдены очаги энцефаломиелита. В различных участках спинного мозга были найдены «псевдоцисты» токсоплазм (Olafson a. Monlux, 1942).

И. Френкель (Frenkel, 1953) при заражении хомяков токсоплазмами наблюдал, что первые клинические симптомы выражались в повышении активности и повышенной возбудимости. Наблюдалось хореоподобное движение головы, причем голова склонялась часто на один бок, и животное бегало по кругу. Во время еды непроизвольные движения головы прекращались. Была ясно выраженная слабость задних ног. Наблюдались непроизвольная дефекация и мочеиспускание и задняя параплегия, после чего наступала смерть. Обычно наблюдались поражения глаз, ретинит, кровоизлияния в переднюю камеру глаза и катаракта.

Во время эпизоотии среди голубей в Панаме К. Джонсон (Johnson, 1944) наблюдал следующую клиническую картину заболевания: птицы лихорадили, слабели, с трудом сохраняли равновесие, у них наблюдались судороги. На вскрытии паразиты были найдены в головном мозге, в сердце, в печени, в легких, в селезенке и в почках.

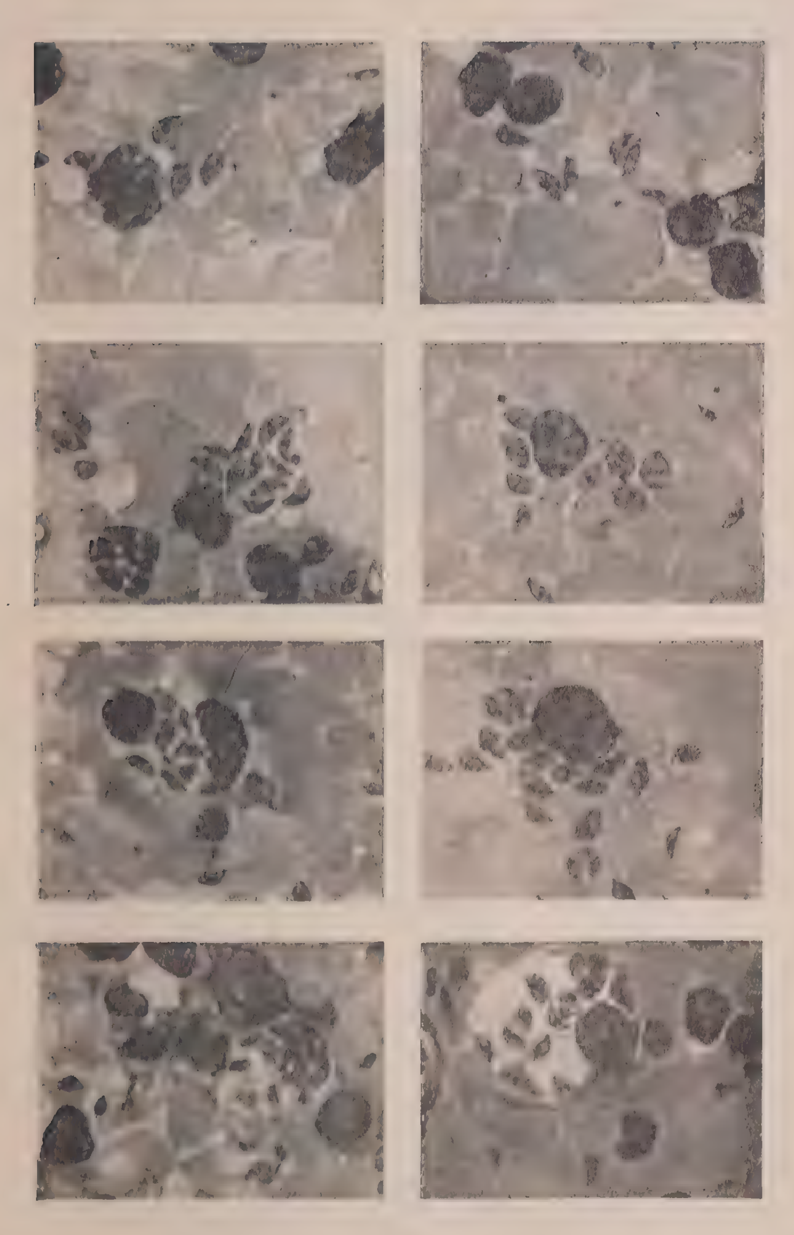


Рис. 2. Toxoplasma gondii в мазках из селезенки суслика (Citellus pygmaeus); увеличено в 1000 раз. Фото В. Ф. Капустина

Шесть верхних фото — единичные формы, видны делящиеся особи: два нижних фото — токсоплазмы, находящиеся внутри протоплазмы клеток

4. Диагностика токсоплазмоза у людей и животных

Для установления токсоплазмоза применяются следующие методы: а) непосредственное обнаружение токсоплазм у больных людей и животных в мазках из спинномозговой жидкости или на секции, в органах. б) выделение токсоплазм путем заражения восприимчивых лабораторных животных; в) серологические методы.

Обычно при подозрении на токсоплазмоз делаются исследования спинномозговой жидкости путем приготовления мазков из центрифугата. Непосредственное обнаружение паразитов в мазках и срезах кусочков органов трупов удается не всегда. При вскрытиях их несколько легче обнаружить в мазках из содержимого желудочков мозга.

Чаще всего прибегают к заражению лабораторных животных спинномозговой жидкостью, кровью или взвесью из тканей трупов. Для этих целей используют белых мышей. Заражение обычно производится внутрибрюшинно или интрацеребрально. Нередко не удается при первом пассаже выделить токсоплазм, необходимо сделать несколько перевивок «вслепую». В виду малой устойчивости паразитов, желательно заражение производить немедленно после взятия материала.

Необходимо иметь в виду, что некоторые лабораторные животные, в частности морские свинки, могут быть спонтанно заражены токсоплазмозом. Мыши и кролики также могут быть заражены близким по своим морфологическим особенностям паразитом — Encephalitozoon. Так, Р. М. Шен (1948) установила, что из 10000 обследованных мышей в питомниках Москвы около 7% заражены Encephalitozoon. Кролики, по данным А. П. Муратовой (1927) и Р. М. Шен (1948), также оказались зараженными в Москве этим паразитом.

В последнее время разработан ряд серологических методов для исследований на токсоплазмоз: реакция с красителем Ф. Себин и Г. Фельдмана (Sebin a. Feldman, 1948; Beverley a. Beattie, 1952, и др.), реакция связывания комплемента (Warren a. Ross, 1948; Sebin, 1949). кожная реакция (Frenkel, 1948; Feldman a. Sebin, 1949).

Особенно широко в последнее время зарубежные авторы пользуются реакцией с красителем. Реакция эта производится по следующей схеме. В испытуемую сыворотку больного добавляют токсоплазм, который берут из перитонеальной жидкости больных токсоплазмозом мышей. Затем сыворотка помещается на 0,5—1 час на водяную баню при 37—56°. После этого добавляется раствор метиленовой синьки (pH = 11). Если в сыворотке больного имелись токсоплазменные антитела, то паразиты не окрашиваются.

Краска готовится тут же, перед употреблением. Суспензия токсоплазм берется через 3 дня после заражения мышей токсоплазмами и немедленно употребляется для реакции. В качестве активатора берется сыворотка здоровых людей. Реакция ставится по схеме, представленной в таблице (Beverley a. Beattie, 1952).

Контроль ставится по той же схеме, но с сывороткой здорового человека, проверенного предварительно на то, что токсоплазмы при постановке такой реакции окрашиваются почти в 100%.

Титр реакции определяется тем разведением сыворотки, при котором 50% токсоплазм оказываются неокрашенными. Реакция считается положительной, если: дети до 10 лет дают титр не ниже 1:16, до 10—19 лет не ниже 1:32, люди свыше 20 лет — не ниже 1:64 (Beverley a. Beattie, 1952).

С помощью этих методов удалось установить, что помимо клинически выраженных случаев, имеются клинически не выраженные токсоплазмозы, причем эти случаи заболевания встречаются чаще, чем предполагалось раньше. Однако указанный метод реакции с

Пробирки	1	2	3	4	5	6
Сыворотка больного . . .	2 капли, неразведенная	2 капли 1:2	2 капли 1:4	2 капли 1:8	2 капли 1:16	—
Физиологический раствор	—	—	—	—	—	2 капли
Активатор	4 капли	4 капли	4 капли	4 капли	4 капли	4 „
Суспензия токсоплазм . .	2 „	2 „	2 „	2 „	2 „	2 „
Пробирки помещаются в водяную баню при 37° на 1 час						
Окончательное разведение сыворотки	1:4	1:8	1:16	1:32	1:64	Контроль

красителем далеко не всегда дает достаточно надежные результаты. Вполне доказанными случаями токсоплазмоза могут считаться те, когда паразиты были выделены на лабораторных животных или обнаружены у больных людей и животных или в органах трупов.

5. Лечение токсоплазмоза

Материалов по лечению токсоплазмоза людей и животных очень немного. Однако исследований по химиотерапии токсоплазмоза, выполненных на лабораторных животных в условиях эксперимента, в последнее время появилось значительное количество (см. сводку у Eyles, 1953). Сульфамиды (сульфадиазин и близкие к нему производные) оказывают несомненное действие на токсоплазм.

Значительное внимание при лечениии токсоплазмоза человека уделяется недавно синтезированному препарату — дараприму. Этот препарат, довольно обстоятельно изученный при малярии человека (Сб. «Паразитология», 1 (24), 1953) и имеющий ряд преимуществ по сравнению с другими противомалярийными препаратами, оказался эффективным и при экспериментальном токсоплазмозе мышей. Некоторые авторы вели исследования в направлении применения комбинации сульфамидов с дарапримом с целью получить наибольший эффект.

Эти препараты, видимо, включаясь в комплекс биохимических реакций паразита, связанных с парааминобензойной, птероилглутаминовой и некоторыми другими соединениями, угнетают жизнедеятельность паразитов, препятствуют их размножению, однако полностью их не уничтожают.

Производные сульфона обладают также выраженной активностью при экспериментальном токсоплазмозе.

Много исследований было посвящено применению антибиотиков при токсоплазмозе, однако эти препараты оказались неэффективными.

В ряде случаев, особенно при врожденном токсоплазмозе, когда у ребенка при рождении или вскоре после рождения обнаруживаются тяжелые, часто необратимые поражения со стороны центральной нервной системы, органа зрения и некоторых других органов, лечения является мало перспективным.

6. Эпидемиология и эпизоотология токсоплазмоза

Многие исследования, проведенные в различных местах Земного шара, указывают на то, что заражение людей происходит, видимо, не друг от друга, за исключением случаев конгенитального токсоплазмоза (см. выше), а от диких и некоторых домашних животных,

Человек, видимо, является боковым звеном в эпизоотологической цепи при данной инфекции. Возбудитель заболевания циркулирует в природе среди многих диких и некоторых видов домашних животных.

Эпизоотии описаны среди следующих диких животных: 1) диких крыс (Rattus norvegicus) в США, Норвегии, Германии (Perrin с сотрудниками, 1943; Eyles, 1952; Otten, 1952); выяснено, что от 3,2 до 12% обследованных крыс оказалось зараженными токсоплазмами; 2) полевок (Microtus agrestis) в Англии (Elton с сотрудниками, 1942; Findlay a. Middleton, 1934, и др.); при этом были констатированы обширные эпизоотии, вызванные токсоплазмами; 3) зайцев (Lepus europaeus) в Дании (Christiansen a. Siim, 1951) и в Швеции (Borg, 1953). Из 2812 обследованных в Дании зайцев 9,4% оказалось зараженными токсоплазмами. В Швеции оказалось зараженных зайцев от 9,0 до 16,7%.

Из домашних животных токсоплазмы обнаружены у собак, кошек, кроликов, морских свинок, овец, свиней и крупного рогатого скота.

Из промысловых животных они обнаружены у зайцев (Lepus europaeus и L. timidus), шиншилл (Chinchilla), сусликов (Citellus pygmaeus), глухарей (Tetrao urogallus), тетеревов (Lyrurus tetrix).

У людей токсоплазмы обнаружены в разных частях Земного шара. Не всегда удается отметить, что больные люди имели контакт с теми или дугими видами животных, спонтанно болеющими токсоплазмозом. Но в последнее время описан ряд случаев заболевания токсоплазмозом людей, в квартирах которых находились собаки, больные токсоплазмозом. Токсоплазмоз собак был описан В. Л. Якимовым и Н. Коль-Якимовой в 1912 г. В последнее время это заболевание у собак констатировано в Швеции, Дании, Тунисе, США и др.

Некоторые авторы предполагают, что паразиты могут быть обнаружены в мокроте, так как у некоторых животных (мышей) и у людей они были найдены в альвеолярных клетках и больших макрофагах в легких (van Thiel, 1949, и др.). Р. Мануэлл и Л. Джейкобс (Manwell, 1949; Jacobs, 1953) находили токсоплазм в содержимом кишечника мышей и вызывали токсоплазмоз у мышей путем введения им фекалий от зараженных животных. Токсоплазмы были обнаружены в почках и в моче (Perrin, 1943; van Thiel, 1949), а также в молоке у мышей (Eichenwald, 1948; Laven a. Westphal, 1950). Все эти данные указывают на то, что токсоплазмы могут выделяться из организма животных и человека разными путями.

Попытки получить заражение токсоплазмозом при содержании животных в одной клетке редко заканчивались успешно — и только применительно к собакам.

Интересно отметить, что еще первые исследователи токсоплазм отметили, что токсоплазмы чаще встречаются у тех грызунов, которые содержались некоторое время в неволе в контакте друг с другом. Д. Н. Засухин и Н. А. Гайский (1930) обнаружили токсоплазм у сусликов, длительное время находившихся в неволе. Эти данные до некоторой степени также указывают на то, что заболевание может проявиться и после контактного заражения.

Скармливая здоровым мышам или вводя через катетер морским свинкам растертые органы мышей, содержащие большое количество токсоплазм, удавалось вызвать заражение (van Thiel, 1949; Adams, Cooney и др., 1949; Eichenwald, 1948; Kozar, Wysocka, Sikorska, 1952). Возможно, что плотоядные и всеядные животные могут заражаться токсоплазмозом, поедая трупы зараженных животных.

Однако вопрос о путях заражения токсоплазмозом остается не вполне выясненным. В последнее время было показано, что токсоплазмы у экспериментально зараженных животных во время течения инфекции периодически появляются в крови. Токсоплазмы нередко поражают стенки кровеносных сосудов и окружающие их клетки.

Все эти данные указывают на то, что одним из возможных способов распространения токсоплазмоза в природе, видимо, являются укусы кровососущих членистоногих. Многими авторами для экспериментального решения этого вопроса были использованы различные членистоногие — блохи, клопы, вши, кровососущие мухи, комары, симулиды, клещи, краснотелки, иксодовые клещи, низшие клещи и др. (Blanc, Bruneu, Chabaud, 1950; van Thiel, 1949; Piekarski, 1949; Laven, Westphal, 1950; Giroud, Grjebine, 1951; Jacobs, Woke, Jones, 1950; Weyer, 1951; Woke, Jacobs, Jones, Melton, 1953).

Интересными в этом отношении оказались исследования П. Уок, Л. Джейкобса, Ф. Джонса, М. Мелтона (Woke, Jacobs, Jones, Melton, 1953). Этими авторами было выяснено путем экспериментов на зараженных лабораторных животных, что клещи — Bdelonyssus bacoti, Dermanyssus gallinae, Psoroptes equi cuniculi, клопы — Cimex lectularius, Triatoma infestans, комары — Culex quequefasciatus, мухи — Pseudolynchia canariensis, блохи — Xenopsylla cheopis, Ctenocephalides felis не являются переносчиками токсоплазм при кормлении их на восприимчивых животных. Токсоплазмы сравнительно быстро исчезают в организме этих членистоногих или теряют свою вирулентность.

Клопы — Rhodnius prolixus, Triatoma phyllosoma pallidipennis, T. rubrofasciata, клещи — Rhipicephalus sanguineus сохраняют в течение некоторого времени токсоплазм в вирулентном состоянии, однако при кормлении их на восприимчивых животных заражения не происходит.

Передачу токсоплазм удалось осуществить через клещей Dermacentor variabilis, D. andersoni, Amblyomma americanum и вшей Pediculus humanus corporis. Эти членистоногие сохраняли токсоплазм в вирулентном состоянии длительное время. При кормлении их на животных в небольшом проценте случаев удалось получить заражение восприимчивых животных.

Клещи Dermacentor variabilis и Amblyomma americanum, зараженные в стадии личинок или нимф, передают токсоплазм следующим стадиям. У Dermacentor andersoni токсоплазмы, видимо, передаются трансовариально.

Уже указывалась выше, что при врожденном токсоплазмозе заражение людей и животных происходит через плаценту. В последние годы были поставлены экспериментальные работы по выяснению механизма передачи токсоплазм от матери плоду. Эксперименты ставились на мышах (Cowen a. Wolf, 1950, и др.). Оказалось, что беременные мыши, зараженные в вагину, более восприимчивы к токсоплазмозу, чем небеременные. При этом у них, как правило, не было констатировано каких-либо клинических признаков токсоплазмоза. Однако рождающиеся мышата оказались зараженными токсоплазмозом.

Было установлено также опытами на мышах, что заражение может происходить и через пищу. В частности, было показано, что заражение может происходить через молоко.

Все эти данные указывают на необходимость разработки комплекса профилактических мероприятий при данном заболевании.

Литература

Грицман Н. И. и Колоскова А. А., 1954. Материалы к изучению токсоплазмоза человека, Арх. патол., 1.

Засухин Д. Н., Васина С. Г., Каминская З. А. и Левитанская П. Б., 1950. Токсоплазмоз человека и животных, Сб. реф. «Паразитология», Гос. изд-во иностр. лит-ры, вып. 6 (13).

Засухин Д. Н., Васина С. Г. и Меер Л. К., 1951. Образования, найденные в мозгу морских свинок при попытках заражения плазмодиями, Мед. паразитол., паразитарн. болезни, 3.

Засухин Д. Н., Гайский Н. А., 1930. Toxoplasma — новый кровепаразит степного суслика, Вестн. микробиол., эпидемиол., паразитол., 9, 1.

Засухин Д. Н., Скворцов М. А., Осиновский Н. И., Засухина В. Н., Левитанская П. Б. и Васина С. Г., 1949. К вопросу о токсоплазмозе человека, Педиатрия, 3.
Муратова А. П., 1927. Наблюдения над Encephalitozoon cuniculi Levaditi, Журн. микробиол., патол. и инфекц. болезней, 4.
«Паразитология», 1954, Сб. пер., вып. 5 (28), Гос. изд-во иностр. лит-ры, М.
Шен Р. М., 1948. К вопросу распространения спонтанного протозойного энцефалита среди белых мышей московских питомников, Вопросы мед. вирусол., вып. 1, Изд-во АМН СССР.
Штефко В. Г., Зорин Е. Н., 1946. Новое заболевание легких, вызываемое протистами. Случай токсоплазмоза, Бюлл. Ин-та туберкулеза АМН СССР, 2.
Якимов В. Л., 1930. Болезни домашних животных, вызываемые простейшими, М.
Якимов В. Л. и Коль-Якимова Н., 1912. Toxoplasma canis, Харьковск. мед. журн., 13, 1.
Beverley J., Beattie C., 1952. Standartization on the dye test for toxoplasmosis, J. Clin. Pathol., 5, 4.
Blanc G., Bruneaŭ J., Chabaud A., 1950. Quelques essais de transmission de la toxoplasmose par arthropodes piqueurs, Ann. Inst. Pasteur, 78.
Busacca A. et al., 1952. A clinical and experimental study of ocular toxoplasmosis, Arch. ophtalmol., 12/7.
Christiansen M., Siim J., 1951. Toxoplasmosis in hares in Denmark: the serological identity of human and hare strains of toxoplasma, Lancet, 1.
Coutelen F., Biguet J., Doby J., Deblock S., 1953. Le problème variable de quelques oiseaux á une souche humaine de toxoplasmes, Ann. de Parasitol. hum. et comparée, 28, 3.
Cowen D., Wolf A., 1950. Experimental congenital toxoplasmosis, III. Toxoplasmosis in the offspring of mice infested by the vaginal route. Incidence and manifestations of the disease, J. Exp. Med., 92.
Cross J., 1947. A cytologic study of Toxoplasma with special reference to its effect on the host's cell, J. Inf. Diseases, 80.
Erichsen S., Harboe A., 1953. Toxoplasmosis in chickens, I. An epidemic outbreak of toxoplasmosis in a chicken flock in south-eastern Norway, Acta pathol. et microbiol. Scandinavica, 33, 1.
Eyles E., 1952. Toxoplasma in the Norway rat, J. Parasitol., 38.— 1953. The present status of the chemotherapy of toxoplasmosis, Am. J. Trop. Med. Hyg., 2, 3.
Feldman H., 1953. The clinical manifestations and laboratory diagnosis of toxoplasmosis, Am. J. Trop. Med. Hyg., 2, 3.
Findlay G., Middleton A., 1934. Epidemic disease among voles (Microtus) with special reference to Toxoplasma, J. Anim. Ecol., 3.
Frenkel J. Host, 1953. Strain and treatment variation as factors in the pathogenesis of toxoplasmosis, Am. J. Trop. Med. Hyg., 2, 3.
Holz J., Albrecht M., 1953. Die Zuchtung von Toxoplasma gondii in Zellkulturen, Zschr. f. Hyg., 136, 6.
Jacobs L., 1953. The biology of Toxoplasma, Am. J. Trop. Med. Hyg., 2, 3.
Jacobs L., Melton M., Jones F., 1952. The prevalence of toxoplasmosis in wild pigeons, J. Parasitol., 38.
Lavat J., 1953. Toxoplasmoses oculaires, Arch. d'Ophtalmol., 13, 3.
Laven H., Westphal A., 1950. Die Uebertragung von Toxoplasma gondii unter besonderer Berücksichtigung des Blutes als Infektions-Quelle, Zschr. f. Tropenmed. u. Parasitol., 2.
MacFarlane I., Ruchman J., 1943. Cultivation of Toxoplasma in the developing chick embryo, Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 69.
Manwell R., Drobeck H., 1951. Mammalian toxoplasmosis in birds, Exp. Parasitol., I.
Olafson P., Monlux W., 1942. Toxoplasma infection in animals, Cornell. Veterin., 32.
Sebin F., 1953. Toxoplasmosis; current status and unsolved problems. Introductory remarks, Am. J. Trop. Med. Hyg., 2, 3.
Weinman C., 1952. Toxoplasma and toxoplasmosis, Annual Review of microbiol., vol. 6.
Westphal A., Finke L., 1950. Der Hund als epidemiologischer Faktor der Toxoplasmose des Menschen, Zschr. f. Tropenmed. u. Parasitol., 2.
Weyer F., 1951. Ein experimenteller Beitrag zur Frage der Uebertragung von Toxoplasma gondii durch Arthropoden, Zschr. f. Tropenmed. u Parasitol., 3.
Wickham N., Carne H., 1950. Toxoplasmosis in domestic animals in Australia, Austral. Veterin. J., 26.
Wiktor T., 1950. Toxoplasmose animale. Sur une epidemic des lapins et des pigeons à Stanleyville (Congo Belge), Ann. Soc. Belge Trop. Med., 30.
Woke P., Jacobs L., Jones T., Melton M., 1953. Experimental results on possible Arthropod transmission of toxoplasmosis, J. Parasitol., 39, 5.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О ПОЕДАНИИ ПТИЦАМИ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

Н. В. ШАРЛЕМАНЬ

В гипотезе о предостерегающей, или апосематической, окраске животных видное место отводится окраске жалящих перепончатокрылых, в первую очередь ос. Приводится немало примеров того, что в природных условиях птицы хорошо разбираются в «несъедобности насекомых», что среди 17 933 экз. насекомых, извлеченных из «зоба» птенцов скворца, были лишь две божьи коровки, только одна роющая оса (Crabro cribrarius) и ни одной пчелы или шмеля, что все пчелы, обнаруженные в желудках американских видов городских ласточек, оказались трутнями (Котт, 1950).

Защищая положение о предостерегающей окраске жалящих перепончатокрылых, исследователи, цитированные X. Коттом, почему-то умалчивают о птицах, специализировавшихся на питании преимущественно жалящими перепончатокрылыми. В европейской фауне хорошо известны осоед (Pernis apivorus L.) и пчелоедка, или золотистая щурка (Merops apiaster L.).

Осоед — узко специализированный энтомофаг. Главнейшей пищей его являются перепончатокрылые — осы, шмели, дикие пчелы. В его организме и поведении имеется ряд адаптивных особенностей к такого рода питанию. Ос и шмелей осоед поедает в большом количестве вместе с жалом, целыми кусками заглатывает он также соты (Дементьев, 1951). Имеются данные о том, что интенсивность размножения осоеда находится в зависимости от «урожая» перепончатокрылых (Сомов, 1890). Крупными насекомыми, преимущественно осами и пчелами, питается пчелоедка, или щурка. Гнездясь на Украине, преимущественно к югу от Киева, она появляется в северных районах в августе, когда в дубовых рощах происходит массовый лёт шершней и ос. Исследованные мною желудки пчелоедок, добытых в это время вблизи Киева, содержали исключительно шершней и ос. Я находил в одном желудке по три-четыре крупных шершня (Vespa crabro L. и V. media De Geer) или по пять-шесть более мелких ос (Pseudovespa vulgaris L. и P. germanica F.). Стаи щурок держались до тех пор, пока количество ос не снижалось до минимума, после чего птицы откочевывали.

Посещая пасеки, пчелоедки причиняют пчеловодству огромный вред. Вследствие этого «Правила охоты на территории Украинской ССР» разрешают истреблять пчелоедок на пасеках всеми способами и в любое время. Однако осоедом и пчелоедками не исчерпывается список птиц, поедающих жалящих перепончатокрылых.

Эти насекомые входят в пищу многих видов птиц разных отрядов.

В недавно вышедшей брошюре о птицах полезащитных насаждений степной полосы Украины приведены данные анализа содержимого желудков 16 видов птиц, собранных с начала июня по 20 августа. В этой небольшой серии желудков жалящие перепончатокрылые найдены в пище большой синицы (Parus major L.) — оса (Crabro sp.) и пчела (Andrena sp.); скворца (Sturnus vulgaris L.) — ближе не определенные Apidae; сорокопута-жулана (Lanius cristatus collurio L.) — на 17 желудков 9 экз. Apidae, в том числе Anthophora sp., и 5 экз. Vespidae, в том числе Odynerus sp.; чернолобого сорокопута (Lanius minor Gm.) — остатки пчелы; восточного соловья (Luscinia luscinia L.) — 2 экз. Apidae; желтогрудой овсянки (Emberiza citrinella L.) — 1 экз. Apidae. Остатки ос и пчел найдены также в желудках серой славки (Sylvia communis Lath.) и садовой славки (S. borin Bodd). Интереснейшим оказался состав пищи серой мухоловки (Muscicapa striata Pall.). В собранных 18 желудках этой птички перепончатокрылые были представлены в наибольшем количестве — 140 экз., в то время как двукрылых было всего лишь 11 экз., чешуекрылых — 39 экз., а полужесткокрылых и жуков — по 61 экз. Среди определенных перепончатокрылых оказалось семь ос (Pseudovespa austriaca Panz.), 6 экз. Sphecidae, в том числе Cerceris ferreri Lind., и 26 экз. Apidae, среди которых можно было определить восемь Andrena sp. и девять Halictus sp. (Таращук, 1953).

В целом у 10 видов птиц из 16, т. е. у 62,5%, в составе летней пищи оказались жалящие перепончатокрылые. В действительности этот процент был значительно выше, так как многих перепончатокрылых по измельченным остаткам не удалось определить [1]. То обстоятельство, что жалящие перепончатокрылые в некоторых сериях желудков встречались лишь единичными экземплярами, не должно нас смущать, ибо много самых обычных потребляемых птицами насекомых обнаружено в желудках тоже в весьма ничтожном количестве (1—2 экз.).

Серая мухоловка ловит добычу преимущественно на лету. Распознать во время преследования добычи апосематически окрашенное насекомое, надо полагать, трудно. В желудке одного кулика — тиркушки степной (Glareola nordmanni Nordm.), ловящего насекомых преимущественно на лету, обнаружены жалящие перепончатокрылые; в трех желудках птиц, добытых в Наурзумском государственном заповеднике, преобладали жуки и перепончатокрылые, среди которых встречались осы и пчелы (Гладков, 1951). Ловят ос на лету, по моим наблюдениям, мелкие соколы: кобчик (Falco vespertinus L.) и степная пустельга (F. naumanni Fleisch). В заметном количестве поедают этих насекомых и птицы из семейства врановых. Весной и летом жалящие насекомые встречаются в сериях желудков этих птиц лишь единичными экземплярами, но в конце лета и осенью, когда Vespidae появляются в массе, пища в 47 желудках сойки (Garrulus glandarius L.) содержала свыше 70% ос. В некоторых желудках птиц, добытых в это время в Киевской области, находили от 2 до 6 экз. Vespidae, так что говорить о случайном поедании сойками единичных жалящих перепончатокрылых нет оснований (Бабенко, 1954).

Подводя итог, приходится признать, что вопрос об отношении птиц к апосематической окраске жалящих перепончатокрылых не решается так просто, как это полагает Х. Котт и цитированные им авторы.

---

[1] Насекомые определены С. И. Медведевым.

Литература

Бабенко Л. А., 1954. Биология и хозяйственное значение птиц семейства врановых в Приднепровской лесостепи (автореф. дисс.), Киев.

Гладков А. Н., 1951. Кулики. Птицы Советского Союза, т. 3.

Дементьев Г. П., 1951. Хищные птицы Птицы. Советского Союза, т. 1.

Котт Х., 1950. Приспособительная окраска животных, пер. с английск., Гос. изд-во иностр. лит-ры.

Сомов Н. Н., 1890. Фауна птиц Харьковской губернии, Харьков.

Судиловская А. М., 1951. Сизоворонки, или ракши, Птицы Советского Союза, т. 1.

Таращук В. И., 1953. Птицы полезащитных насаждений, Изд-во АН УССР.

К МЕТОДУ РАЗВЕДЕНИЯ КОМНАТНЫХ МУХ

Е. А. ПОГОДИНА

Одним из наиболее распространенных в лабораторной практике способов разведения комнатной мухи (Musca domestica L.) до последнего времени был способ разведения их на различных отрубях — ржаных, пшеничных, овсяных. Этот способ очень трудоемкий, так как в процессе работы отруби, как правило, нужно периодически менять, а куколок и личинок выбирать и перекладывать в чистые отруби.

Более упрощенный метод разведения комнатной мухи был предложен Хейфецом. Вместо отрубей для содержания личинок мух он использовал гигроскопическую вату, которую смачивал молоком, разбавленным водой в пропорции 3:1. При этом способе весь цикл развития, от яйца до стадии куколки, протекает в одном и том же сосуде. Это значительно упрощает весь процесс работы.

Но метод Хейфеца также не всегда может быть использован, так как приводит к значительному отходу мух, которые при выходе из куколок в значительном количестве погибают еще в вате, не выбравшись из нее на поверхность; извлечение куколок из ваты достаточно сложно.

Мы пошли по пути улучшения метода Хейфеца, заменив гигроскопическую вату марлей, которая очень удобна в работе: одна и та же полоса марли может быть использована в течение длительного времени.

Марлю предварительно дезинфицируют путем кипячения с мылом и содой, затем, после тщательного проглаживания, кладут в рыхлом виде в стеклянную банку (лучше с широким горлом). Марлю смачивают молоком, разбавленным водой в пропорции 3:1. Например, в банку емкостью в 1 л (банка из-под консервов) помещают кусок марли 60 см шириной, 2,5—3 м длиной и заливают 240 см³ разведенного молока (180 см³ молока и 60 см³ воды); этой порции достаточно для всего цикла развития личинок мух. Рекомендуется умеренное смачивание марли, так как личинки чувствительны к влаге и при излишнем увлажнении выползают из банки. При смачивании марли молоком желательно, чтобы основное количество жидкости находилось в нижних слоях марли, а верхний слой был менее влажным. Для этого верхний конец марли отжимается (тут же в банке) и несколько разрыхляется. В этот более сухой слой марли и кладутся яйца мух. Из яиц через несколько часов (до 24 час.) выходят личинки, которые равномерно расползаются по марле. Развитие личинок длится 6—8 дней — в зависимости от температуры. Перед

окукливанием личинки собираются в верхнем, более рыхлом, слое марли, которая за это время делается пористой от ходов, проделанных личинками за время пребывания в ней. Так как личинки перед окукливанием часто выползают, то банку с личинками рекомендуется держать на песке (в кювете), а на 4—5-й день развития личинок закрывать ее плотной материей или крышкой из жести с отверстиями.

В верхнем, менее влажном, слое марли личинки обычно окукливаются; куколок с марли собирают или стряхивают и помещают в банку или бактериологические чашки, а затем ставят в садок, в котором они и находятся до вылета мух. Оставлять куколок в марле до вылета мух не рекомендуется, так как влага, содержащаяся в марле, отрицательно действует на куколок и большое количество их погибает. Развитие куколок в условиях лаборатории продолжается 5—7 дней. Весь же цикл развития — от яйца до вылета мух — заканчивается в 12—14 дней, в зависимости от температуры.

После удаления куколок марлю кипятят в течение 2 час. с мылом и содой, проглаживают утюгом и снова используют в качестве субстрата для личинок мух. Одна и та же марля при соответствующей дезинфекции может употребляться длительное время.

Вылет мух из куколок, развившихся на молочно-марлевом субстрате, значительно увеличивается по сравнению с вылетом из куколок, развившихся на отрубях: из 4950 куколок, полученных от личинок, питавшихся молоком, вылетело 88% мух, а из 3403 куколок, полученных от личинок, питавшихся отрубями, вылетело 45% мух.

Способ разведения мух на молочно-марлевом субстрате очень прост, экономически выгоден и может быть широко использован в любых условиях.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

ХРОНИКА

XI МЕЖДУНАРОДНЫЙ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС В БАЗЕЛЕ

Орнитологические конгрессы собираются уже в течение 70 лет. Орнитология в большей части стран — наиболее популярная (наравне с энтомологией) зоологическая дисциплина. Интерес к орнитологии широко распространен и среди многочисленных любителей природы, и среди молодежи.

Уже во второй половине прошлого столетия русская орнитология, главным образом в лице московской университетской школы (К. Ф. Рулье, Н. А. Северцов, М. А. Мензбир, несколько позднее — П. П. Сушкин), несомненно, заняла выдающееся и общепризнанное положение. За истекшее после этого время интерес к русской и советской орнитологии по понятным причинам еще возрос. В Советскую эпоху орнитологические работы в нашей стране получили широкий размах, а основное их положение — синтетическое направление в зоологии — всегда привлекало к себе большое внимание зарубежных ученых.

Значение международных орнитологических конгрессов связано и с тем, что именно в области орнитологии издавна существовали общества и журналы международного масштаба. Уже в 1853 г. стал выходить в свет немецкий «Journal für Ornithologie», в 1859 г. — английский журнал «Ibis». В настоящее время все европейские и многие неевропейские страны имеют периодические издания по вопросам орнитологии.

История международных орнитологических конгрессов такова. I конгресс состоялся в 1884 г. в Вене под председательством члена корр. Российской Академии наук Г. И. Радде. Присутствовало на нем 150 человек. II конгресс состоялся в Будапеште в 1891 г.; председателями его были швейцарец В. Фатио и венгерец О. Герман; число участников — 150 человек. III конгресс под председательством француза Э. Устале был в Париже в 1900 г. В 1905 г. в Лондоне под председательством англичанина д-ра Р. Б. Шарпа состоялся IV конгресс; в нем принимало участие 257 человек. Россия была на нем представлена В. Л. Бианки. В 1910 г. в Берлине под председательством проф. А. Рейхенова состоялся V конгресс; участвовало в нем 240 человек. Русские орнитологи выступали на конгрессе с докладами о птицах Туркмении и Закавказья (Лоудон). Первая мировая война вызвала длительный перерыв в созыве конгрессов (по уставу они, в сущности, должны бы собираться каждые 4 года). Только в 1926 г. (в Копенгагене) состоялся VI конгресс. Президентом его был д-р Э. Хартерт (Англия); присутствовало 198 человек. От Советского Союза представителем был акад. П. П. Сушкин, прочитавший доклады об адаптивной радиации у некоторых птиц и о естественной гибридизации в некоторых группах птиц. Следующий, VII конгресс состоялся под председательством проф. Э. Лённберга (Швеция) в Амстердаме. VIII конгресс имел место в 1934 г. в Оксфорде. Президентом его был берлинский професор Э. Штреземанн, участвовало 347 человек. IX конгресс был созван в Руане под председательством проф. Гиджи (Италия); число участников этого конгресса равнялось 288. Вторая мировая война, как и первая, вызвала длительный перерыв в созыве конгрессов. Только в 1950 г. под председательством д-ра А. Уетмора (США) собрался в Упсале X конгресс, в котором приняли участие 359 зоологов. Участие советских орнитологов в VII, VIII и IX конгрессах выразилось в присылке докладов, напечатанных затем в трудах этих конгрессов.

Организацией международных орнитологических конгрессов ведает Международный орнитологический комитет, состоящий из избираемых конгрессами на неопределенный срок 100 орнитологов — наиболее выдающихся представителей этой науки в разных странах. Во главе комитета стоит так называемый Постоянный исполнительный комитет, состоящий из президента конгресса, генерального секретаря его и шести—семи членов. Президент каждого конгресса, как и генеральный секретарь, избираются предыдущим конгрессом. Место же созыва конгресса определяется Международным орнитологическим комитетом на основе приглашений, поступающих от правительств разных стран. Для непосредственной организации подготовки конгресса та страна, где он должен иметь место, избирает — как чисто деловую орга-

низацию — местный комитет. Президентом XI конгресса был на X конгрессе избран англичанин д-р А. Лендсборо Томсон (он в настоящее время состоит и президентом Британского союза орнитологов), генеральным секретарем — д-р А. Портманн, известный морфолог и директор Зоологического института Базельского университета. Делегация Советского Союза (она была организована Академией наук СССР) состояла из руководителя — проф., д-ра биол. наук Г. П. Дементьева (МГУ), членов делегации: проф., д-ра биол. наук А. К. Рустамова (Туркменский ун-т), д-ра биол. наук А. И. Иванова (ЗИН АН СССР), канд. биол. наук К. А. Юдина (ЗИН АН СССР) и Л. Е. Данилиной (секретарь-переводчик).

По масштабу работ — число участников, количество докладов и т. п. — XI Международный орнитологический конгресс далеко превзошел все предыдущие. Это обстоятельство заслуживает внимания, как показатель и успехов орнитологии, и широкого к ней интереса. Надо отметить, что большую и плодотворную работу по подготовке к конгрессу проделал и местный швейцарский комитет по организации конгресса, в который входили наиболее авторитетные швейцарские орнитологи и молодежь.

Число лиц, записавшихся как желающие принять участие в конгрессе, достигло рекордной для этой организации цифры — 623. Как обычно, фактических участников в работах конгресса было меньше — их было около 580. На конгрессе были представлены следующие страны: СССР, Англия (в том числе доминионы — Канада, Новая Зеландия, Австралия, Южно-Африканский Союз, Малайя), Бельгия, Голландия, Франция, Испания, Италия, Швейцария, Германия, Дания, Швеция, Норвегия, Ирландия, или Эйре, Исландия, Люксембург, Лихтенштейн, Австрия, Финляндия, Чили, Аргентина, Бразилия, Венесуэла, Индия, Индонезия, Марокко, Израиль, США. Всего, следовательно, 27 больших и малых стран. Германия была представлена как западной частью страны, так и Германской Демократической Республикой.

Состав участников конгресса был весьма разнообразным. С одной стороны, в нем принимали участие почти все наиболее известные ученые орнитологи-профессионалы (например, из Франции — Ж. Берлиоз, Г. Гейм де Бальсак, Н. Майо, Ж. Делакур, Р. Этшекопар; из Англии — Р. Моро, Дж. Фишер, Дж. Гексли, Д. Лек, Р. Никольсон, Дж. Макдональд, Р. Мейнертцхаген; из Германии — Э. Штреземанн, Э. Шюц, Г. Гейр Швеппенбург, Р. Дрост, В. Мейзе, А. Лаубманн; из Швейцарии — А. Портманн, У. Корти; из Бельгии — Р. Верхейен; из Голландии — Г. Юнге; из Дании — Ф. Саломонсен, Г. Х. Иогансен, Б. Лепнентин; из Италии — А. Гиджи, Э. Мольтони; из США — А. Уетмор, Э. Майр, Х. Ворн, Х. Сибли, А. Миллер, Р. Сторер, А. Ренд, Дж. ван Тайн); с другой стороны, на конгрессе присутствовала и учащаяся молодежь, естественно, в первую очередь — студенты швейцарских университетов, и многочисленные орнитологи-любители.

Основным местом работ конгресса служил Базельский университет. Занятия конгресса шли весьма интенсивно. Всего было сделано около 130 докладов. Самые заседания имели разнообразный характер. 29 мая состоялись заседания Международного орнитологического комитета и его Постоянного исполнительного комитета (президиума), посвященные окончательному установлению программы занятий конгресса, вице-президентов конгресса и председателей секций. Был проведен симпозиум по экологии мухоловок. Затем состоялось первое пленарное заседание, на котором был открыт конгресс и прослушано несколько научных сообщений, начиная с речи президента конгресса д-ра А. Ленддсборо Томсона о современном состоянии орнитологии и перспективах развития этой дисциплины. Вечером был показан большой цветной фильм о фауне птиц Северной Америки. Второй день работ конгресса, 30 мая, был посвящен симпозиуму о перелетах птиц и заседаниям секций эволюции и систематики, поведения, миграций, экологии, анатомии и палеонтологии; вечером демонстрировались научные фильмы о гусях-гуменниках (П. Скотт, Англия), о гнездовании ремеза и усатой синицы (Г. Франке, Австрия) и вновь открытом большом новозеландском пастушке-такахе Notornis mantelli (Э. Терботт, Новая Зеландия).

31 мая для ознакомления с природой и фауной Альп была проведена экскурсия на гору Пилатус кульм (высота 2132 м) и через Фирвальдштеттское оз. — в Люцерн, где был осмотрен музей Глетчер Гартен, содержащий весьма интересный материал по палеогеографии Швейцарии и по ее фауне. 1 июня состоялось пленарное заседание конгресса, посвященное вопросам изучения голоса и слухового аппарата птиц; на нем, между прочим, были продемонстрированы различные звукозаписи. Кроме того был проведен осмотр Базельского зоологического сада и выставки изображений птиц в искусстве в зале Ст. Альбан. 2 июня имело место пленарное заседание, посвященное изучению биологии пингвинов в Антарктике (доложены — с демонстрацией кинофильмов — английские и французские работы). В тот же день другое пленарное заседание было занято докладом страсбургского профессора А. Вольфа о роли гормонов в дифференцировке первичных половых признаков у птиц. Заседали секции эволюции и систематики, изучения миграций, экологии и фаунистики. Еще два заседания были посвящены демонстрации научных фильмов — о жизни птиц в аргентинских пампах, о заповеднике Камарг в дельте Роны, о биологии болотной совы, о биологии дятлов (с применением для съемки инфракрасных лучей), о биологии некоторых американских тетеревиных птиц, о птицах Берингова моря.

3 июня участники конгресса провели экскурсию в Берн, а также в Нефшатель, где ознакомились с университетом и прослушали доклад проф. Ж. Бера о некоторых изменениях в фауне птиц Нефшательского кантона, главным образом в связи с осушением водоемов, и о новейшей истории изучения птиц этого кантона. 4 июня главное внимание уделено было работам секций поведения, экологии, систематики, изучения перелетов. На состоявшемся в этот же день пленарном заседании был прослушан доклад д-ра Г. Гофера (Германия) о морфологии черепа птиц. Конференция работала также над вопросами номенклатуры и систематики европейских птиц (под председательством голландца д-ра Г. Юнге из Лейдена). 5 июня состоялось заключительное пленарное заседание конгресса с большими докладами и демонстрацией кинофильмов, а с 7 по 12 июня проводились экскурсии в различные части Швейцарии — Валлис, Берн, Южный Тессин, Энгадин и т. д.

Для конгресса был организован ряд специальных выставок: выставка новейшей орнитологической литературы в Базеле, выставка старых книг по орнитологии в Эрасмус-хаузе в Базеле, выставка орнитологической литературы из собрания д-ра Хольцера, открытая для конгресса в Бернском музее. Последняя содержит, пожалуй, всю важнейшую литературу по орнитологии, начиная с книги старейшего цюрихского ученого К. Геснера (XVI в.) и его современника — француза П. Белона и кончая ценными, изданными в ограниченном числе, монографиями, украшенными цветными рисунками (Дж. Гульд, Г. Дрессер, В. Биб, Дж. Филипс, Э. Шьёлер и др.). К сожалению, на этих выставках отсутствовала литература на русском языке, как не было или почти не было и работ на других языках об авифауне нашей страны. Советская делегация устроила в Базельском университете выставку книг, вышедших в Союзе за последние годы; эти книги привлекли к себе большое внимание, в частности — монография «Птицы Советского Союза».

Интересна была выставка оборудования для некоторых полевых исследований по орнитологии — оптики, регистрирующих и звукозаписывающих приборов и т. п., сделанная в Базельском университете. Большая коллекция индонезийских птиц, добытых там швейцарскими зоологами, выставлена в Базельском музее д-ром Э. Зуттером. Там же была большая выставка этнографического содержания — о роли птиц в быту и искусстве «первобытных» племен и народов. Базельский музей познакомил на этой выставке участников конгресса с замечательными коллекциями охотничьего оружия, ловушек и других предметов для добывания птиц; различных бытовых предметов, платья, ритуальных предметов, в которых использованы добытые птицы или их части; предметов народного искусства с птичьими орнаментами. Эти коллекции отражают быт и искусство народов Индонезии, Океании, Южной и Северной Америки, отчасти и других; принадлежат они Базельскому музею.

Для конгресса в помещениях Базельского зоологического сада была также устроена выставка по кольцеванию птиц. Она была организована д-ром В. Рыдзевским из Британского музея и содержала в себе графический материал по истории кольцевания, портреты деятелей в этой области, литературу, образцы колец, фотографии, показывающие отдельные моменты кольцевания птиц в разных условиях, и т. п. К сожалению, на этой выставке результаты работ Бюро кольцевания птиц в СССР отражены были неполно — не было даже всех выпусков трудов этого бюро. Д-р В. Рыдзевский объяснил этот пробел отсутствием у него достаточной информации.

Базельский зоологический сад показал членам конгресса интересную и хорошо содержащуюся коллекцию животных. Из птиц, например, — несколько видов колибри, райских птиц, нектарниц, императорских и иных пингвинов, китоглавов, хохлатых ибисов, абиссинских наземных птиц-носорогов. Из млекопитающих интересны летучие собаки, сумчатые, трубкозубы, ленивцы, малый панда, сетчатые жирафы (в Базеле они ежегодно размножаются), индийские носороги, африканские слоны, горилла, гепарды, чистокровные зубры. Много пресмыкающихся (в частности, громадные экземпляры анаконд) и земноводных (среди них и японская гигантская саламандра).

Несколько замечаний о швейцарских зоологических учреждениях. Как известно, в Швейцарии имеется много университетов (в Базеле, Берне, Женеве, Лозанне, Нефшателе, Цюрихе). Преподавание зоологии проводится в них, в общем, по программам, близким к таковым в германских университетах. Центром преподавания зоологии служат университетские зоологические институты. Орнитология находит свое отражение как в общих курсах зоологии, так и в специальных (в системе преподавания специальные и факультативные курсы занимают, в сущности, центральное место). Интерес к орнитологии в Швейцарии значителен: на это указывает большое число орнитологов, среди которых на конгрессе были представлены и студенты, наличие ряда обществ по изучению или охране птиц, наличие специальных журналов и большое количество выходящих ежегодно книг и брошюр. В Швейцарии поэтому было сделано много интересных работ в области орнитологии. Среди них можно отметить известные работы Фурмана (Нефшательский ун-т) о паразитах птиц и о значении паразитофауны для установления системы и филогении различных групп птиц; работы Штейнера (Цюрих) об эволюции птиц; работы С. Шауба (Базель) об ископаемых птицах; А. Портманна (Базель) об онтогенезе птиц в связи с их эволюцией, о строении у птиц центральной нервной системы и органов чувств; работы У. Корти (Цюрих) в области орнитогеографии, в частности разработка им рациональной классификации биотопов, и др.

Естественноисторические музеи поставлены хорошо, в особенности в отношении экспозиции; научные их коллекции относительно невелики (впрочем, в Базельском музее имеется хороший палеонтологический и остеологический материал, над которым работают д-р С. Шауб — в области палеонтологии и д-р М. Рейхель — по морфологии, в частности биологической анатомии полета птиц). Экспозиционные коллекции по зоологии в Базельском музее состоят из систематической экспозиции, в которой широко применяются морфологические и экологические характеристики групп в виде особых препаратов, и из показа фауны Швейцарии; кроме того, имеются большой остеологический зал (в нем скелеты, что является интересным техническим новшеством, монтированы в характерных для данного вида позах) и, наконец, отличное собрание по ископаемой фауне Швейцарии, в частности серия гигантских оленей, зубров, пещерных медведей, саблезубый тигр; тут же выставлен оригинальный экземпляр знаменитой шейхцеровой саламандры (Andrias Scheuchzeri — Homo tristis, diluvii testis»). В Бернском музее, кроме систематической коллекции и зала, посвященного практическому значению фауны Швейцарии, имеется зал фауны Африки и ряд хорошо выполненных биологических групп, характеризующих (впрочем, неполно) зоогеографию земного шара.

Работа официальных зоологических учреждений Швейцарии дополняется наличием значительного количества общественных организаций, работающих в области естествознания и охраны природы: имеются, например, зоологическое общество в Берне, общество испытателей природы в Базеле, орнитологическое общество в Базеле, орнитологическое общество в Цюрихе (с 1902 г. издает орнитологический журнал), орнитологическое общество в Лозанне (с 1913 г. издает орнитологический журнал), Швейцарское общество естествоиспытателей, Швейцарский союз по охране природы, Швейцарское объединение по охране птиц и т. д. На общественные средства содержится орнитологическая станция на оз. Земпах, изучающая перелеты птиц (директор — д-р А. Шифферли). Хорошо развита сеть заповедников (большинство из них организовано между 1909 и 1913 гг., есть и более поздние). Работа их освещается как в специальных изданиях, так и в общей прессе. Впрочем, площади заповедников невелики. Много внимания уделяется охране птиц: общешвейцарский закон об охране птиц действует в Швейцарии уже с 1905 года.

Переходя к изложению непосредственных орнитологических работ и занятий конгресса, надо прежде всего остановиться на общих направлениях современных орнитологических исследований, отмеченных во вступительной речи президента конгресса д-ра А. Лендсборо Томсона. Современное развитие и успехи орнитологии, по его мнению, определяются тем, что эта зоологическая дисциплина ранее других отраслей зоологии приобрела синтетический, комплексный характер. Поэтому в орнитологии естественно сочетаются не только интересы профессиональных зоологов и многочисленных любителей природы, но и самые разнообразные направления зоологической мысли. Большой интерес к изучению птиц в широких кругах способствовал и накоплению многих фактов, важных для зоологии вообще. А чем большим количеством фактов мы располагаем, тем больше можем из них извлечь обобщений, имеющих значение для зоологии и биологии вообще. Птицы превратились, таким образом, в классический материал для зоологических исследований. Орнитологические работы при этом ведутся и в лабораториях, и в музеях, и в природе, и в зоопарках, и в вольерах, и на птицефермах. Орнитолога интересует любой аспект жизни птиц — их анатомия и физиология, географическое распространение и таксономия, эволюция видов и эволюция групп, экология и поведение, миграции. Естественно поэтому, что орнитология представляет собою как бы «микрокосм» зоологии; для решения ряда общебиологических проблем орнитология внесла и вносит много существенного. Надо ожидать, что и в дальнейшем орнитология — если она попрежнему станет развиваться как синтетическая, комплексная биологическая дисциплина — сможет много способствовать решению важных общих проблем. В речи д-ра А. Лендсборо Томсона отмечалась также большая роль изучения экологии отдельных видов (аутоэкологии) в связи с физиологией и таксономией для дальнейшего развития орнитологии, в частности для проблем формообразования и эволюции.

Наибольшее место в работах конгресса занимали вопросы экологии птиц и в особенности аутэкологии; биоценология привлекала к себе мало внимания. Много докладов касалось различных вопросов биогеографии, а также эволюции и таксономии (в широком понимании этого термина). Обращает на себя внимание небольшое ныне число морфологических исследований. Хотя интерес и необходимость работ по функциональной (биологической и физиологической) морфологии широко признается, но и работ в литературе, и докладов на конгрессе по этим вопросам мало. Мало стало работ и по морфологии развития, в частности по выяснению роли эндокринной системы в морфогенезе. В области зоогеографии и экологии большое внимание уделяется вопросам биотопического распределения и динамике популяций птиц, вопросам расселения, изучению авифауны культурного ландшафта, меньшее — анализу авифауны отдельных естественных областей, еще меньшее — проблемам истории фауны. В отношении таксономии основной интерес орнитологов сосредоточивается в последнее время на вопросах биологической (экологической) характеристики вида и ее географической изменчивости. Вид единодушно принимается в широком объеме, а географические его изменения — как определенный этап формообразования. В от

ношении номенклатуры намечаются сильные тенденции к ограничению применения правила приоритета (в особенности при перенесении видовых и подвидовых названий из одного рода в другой) и тенденции к расширению применения «nomina conservanda». Паразитологических сообщений на конгрессе было немного, и они касались главным образом вопроса об отношении паразитофауны птиц к систематике последних. Мало внимания привлекала к себе и палеорнитология. Относительно изучения перелетов птиц надо отметить почти всеобщее мнение о необходимости широкой постановки визуального изучения миграций птиц и организации для этой цели достаточной сети орнитологических станций. Это должно бы служить существенным дополнением к столь распространенному теперь способу изучения перелетов путем кольцевания (кстати, полезно отметить, что современная оптика и новые типы колец стали позволять и индивидуальное опознавание окольцованных птиц).

Таково основное направление научных работ конгресса. При большом их числе нет возможности даже в самом сжатом виде перечислить их содержание. Приходится остановиться лишь на некоторых.

Из докладов по географическому распространению птиц можно отметить следующие. Сообщение д-ра У. Корти касалось авифауны Альп; кроме интересных фактов, в докладе содержались общие соображения о составе и генезисе горной авифауны вообще. Доклад д-ра П. Жеруде был посвящен новейшим изменениям авифауны Швейцарии и роли в них человека и его хозяйственной деятельности; в этом докладе совершенно правильно указывалось, что развитие хозяйства способствует в ряде случаев расселению и увеличению численности многих видов птиц и что разумные меры по охране природы могут обеспечить сохранение интересных в практическом, научном и эстетическом отношении видов птиц, в частности подвергавшихся в прошлом столетии неразумному преследованию (в первую очередь так называемых «хищников»). Доклад проф. Г. Х. Иогансена (Дания) касался границ распространения восточносибирской и западносибирской авифауны, причем автор на основе анализа ареалов пришел к выводу, что Кузнецкий Ала-Тау и Салаир с зоогеографической точки зрения относятся к Восточной, а не к Западной Сибири. В докладе об орнитогеографии Европы в связи с последним оледенением Р. Моро (Англия) указывает, что, в сущности, ландшафтные зоны, соответствующие современным, существовали и в ледниковый период и что вопрос об истории фауны за это время сводится, в сущности, не к коренным изменениям состава фауны, а к изменениям границ ареалов. Доклад Дж. Эмлина (США) касался новой системы классификации биотопов, основанной главным образом на анализе растительности; предлагаемая в докладе система вряд ли может получить практическое применение, в первую очередь из-за очень уж большой сложности. Доклад проф. Ф. Берниса (Мадрид) содержал общий анализ основных компонентов авифауны Испании и их распределения. Д-р Э. Майр (США) сделал сообщение о высокогорных фаунах Южной Америки на примере птиц горных плато Венесуэлы. Доклад Дж. Фишера (Англия) касался общих вопросов расселения птиц, в частности в связи с размножением, и роли в процессах расселения приплода. В докладе Э. Мольтони (Италия) был освещен вопрос о расселении кольчатой горлицы. К этой же, в сущности, группе вопросов относятся и доклад Мерикаллио (Финляндия) о количественных методах оценки регионального распределения птиц в Финляндии и ряд других, касающихся важного в общем вопроса количественного учета птиц, а также сообщение Ф. Саломонсена (Дания) о закономерностях взаимного расположения зимних и гнездовых ареалов. Из этого краткого перечня хорошо видно преобладание экологического направления в современной орнитогеографии.

Из некоторых таксономических проблем, получивших освещение в докладах на конгрессе, можно отметить следующие. Эволюционному значению физиологической (половой) эволюции у птиц был посвящен доклад Э. Холден-Спурвей (Англия). Ч. Сибли (США) изложил взгляды на гибридизацию у птиц в природных условиях и на значение ее для видообразования. Ч. Вори (США) посвятил свое сообщение вопросу о реальности подвидов. Доклад Дж. Гексли (Англия) касался анализа явлений так называемого морфизма у птиц. Много внимания уделено было географическим особенностям экологии (биологии в узком смысле) и их роли в таксономии. В. Торп (Англия) докладывал о географических особенностях пения у птиц; этот вопрос впервые был поставлен советским орнитологом А. Н. Промптовым более 30 лет назад. Доклад А. Миллера (США) касался вопроса об особенностях репродуктивного цикла у птиц в тропиках в условиях равномерного в общем светового режима. Г. П. Дементьев (СССР) доложил об общем состоянии проблемы эколого-географического изоморфизма в ее приложении к решению вопросов таксономии и об «экологическом» (биологическом) критерии различных систематических категорий (от вида и ниже). Специфичность паразитофауны у птиц и ее связь с таксономией и экологией были затронуты в докладе Ж. Бера (Швейцария).

Чисто морфологические и морфолого-физиологические вопросы, как мы уже указывали, получили в трудах конгресса ограниченное освещение. Из физиологических работ, доложенных конгрессу, большое внимание привлек к себе доклад проф. А. Вольфа (Франция) о роли гормонов в дифференцировке первичных половых признаков у птиц (гонады и половые пути, голосовой аппарат). Д-р Г. Гофер (Германия) сделал большое сообщение о некоторых особенностях развития и строения го-

ловы (скелет, отчасти — мускулатура и органы чувств) биологически различных групп птиц. Проф. А. Портманн (Швейцария) посвятил свое выступление вопросу об эволюционном значении особенностей постэмбрионального развития птиц, в особенности в связи с развитием у них церебрилизации и ее разными ступенями. В докладе И. Шварцкопфа (Германия) были затронуты некоторые вопросы о связи строения слухового аппарата птиц с особенностями их экологии. Несколько докладов касалось мало выясненного до настоящего времени вопроса об ориентации птиц. Г. Крамер (Германия) докладывал о роли условий освещения при ориентации. Г. Вагнер (Германия) затронул более широкий вопрос — о роли освещения в разных аспектах явления перелетов птиц. Л. Вильямсон (Англия) сделал сообщение о значении барометрического давления при перелетах. Г. Шильдмахер (Германия) доложил об изменениях обмена у птиц в связи с перелетами. Физиологической стороне вопроса о продолжительности жизни птиц были посвящены доклады проф. Дж. Холдена (Англия) и проф. Э. Уинн Эдварда (Англия). Г. Штадлер (Германия) сообщил интересные сведения об анабиозе ласточек. Из других докладов морфо-физиологического направления надо отметить сообщение Ф. Киппа (Германия) о связи структуры крыла с перелетами, сообщения Р. Сторера и Ч. Блека (США) о морфологических особенностях некоторых хищных птиц в связи с полетом, доклад К. Ингрема (Англия) о линянии некоторых птиц, доклад д-ра М. Рейхеля (Швейцария) о морфологии пера, доклад канд. биол. наук К. А. Юдина (СССР) об особенностях летательного аппарата у трубконосых.

Как уже упоминалось, наибольшее число докладов на конгрессе касалось экологических вопросов — впрочем, при современном «синтетическом» направлении орнитологических исследований их не всегда можно отграничить от работ в других областях. Особого внимания, пожалуй, заслуживают доложенные конгрессу материалы (и кинофильмы) по экологии пингвинов в Антарктике. В последние годы, как известно, изучение Антарктики с зоологических позиций получило большое распространение. Там работает смешанная англо-шведско-норвежская экспедиция. Работали англичане. Французы организовали стационар для изучения природы Антарктики на Кергуэленских о-вах. О результатах изучения экологии пингвинов в Антарктике сделали сообщения Ж. Сапен-Жалустр, Ж. Прево и Ф. Бурлиер (Франция); в том же плане об английских работах доложили В. Следен и О. Петтингилл.

Экологические материалы, доложенные на конгрессе, касались главным образом экологии отдельных видов и групп, изучаемой в самых различных отношениях (сезонное размещение и миграции, биотопическое распределение, поведение, размножение, динамика популяций и т. п.). Из докладов другого содержания надо упомянуть о сообщении д-ра биол. наук А. Н. Иванова (СССР) об изучении фауны птиц Советского Союза за годы, истекшие после Великой Отечественной войны.

В заключение конгресса был обсужден вопрос об организации следующего, XII Международного орнитологического конгресса. Официальные приглашения этому конгрессу были посланы правительствами Южно-Африканского Союза и Финляндии. Было решено принять приглашение Финляндии — XII конгресс состоится в 1958 г. в Хельсинки. Был изменен состав Международного орнитологического комитета и его руководящего органа — Постоянного исполнительного комитета. Президентом следующего конгресса был избран проф. Ж. Берлиоз (Франция).

Несколько слов об участии советской делегации в работах конгресса. Состав делегации был указан выше. Члены делегации принимали участие в пленарных заседаниях конгресса, в заседании секций, в экскурсиях. Ими прочтено шесть докладов: Г. П. Дементьевым — «К вопросу о географической изменчивости» (30 мая), «Новые данные по палеорнитологии СССР» (30 мая); А. Н. Ивановым — «Изучение авифауны СССР в послевоенные годы» (30 мая), «Зимняя авифауна Памиро-Алайской горной системы» (2 июня); А. К. Рустамовым — «Эколого-географический обзор авифауны пустынь Средней Азии» (4 июня); К. А. Юдиным — «О фиксирующем аппарате локтевого сочленения трубконосых» (30 мая). Кроме того, Г. П. Дементьев принимал участие в заседаниях Международного орнитологического комитета, Г. П. Дементьев и А. К. Рустамов — в заседании комиссии по номенклатуре европейских птиц. Г. П. Дементьев, кроме того, был избран одним из председателей секции экологии и фаунистики (другие председатели этой секции — проф. Э. Мольтони — Италия, д-р Дж. ван Тайн — США, д-р Д. Лек — Англия).

Как уже отмечалось, советская делегация устроила выставку орнитологических книг, изданных в нашей стране после 1947 г.

Участие советской делегации и ее доклады привлекли к себе большое внимание со стороны членов конгресса. Это указывает на тот значительный интерес и авторитет в международном масштабе, которым пользуется советская зоология и орнитология в частности. Членам советской делегации пришлось вести много бесед как по специальным, так и по общим вопросам орнитологии. Интерес вызывали вопросы о биологическом критерии систематических категорий, географические изменения биологии птиц, вопросы перелетов, новые советские ареалогические работы, проблемы охраны природы и заповедное дело. К советским зоологам были обращены многочисленные просьбы об оказании содействия в составлении производящихся в настоящее время больших сводных работ по авифауне земного шара и Палеарктики и т. п. Большое внимание, наконец, привлекли к себе послед-

ние работы наших основных учреждений, работающих по вопросам орнитологии,— Зоологического института АН СССР и Зоологического музея МГУ. После окончания заседания конгресса советская делегация приняла участие в одной из организованных для ознакомления с природой и фауной Швейцарии экскурсий, проработав с 7 по 12 июня в Вербье и его окрестностях в кантоне Валлис.

На конгрессе представители советской орнитологии были избраны в ряд международных органов, связанных с работой конгрессов. В состав Международного орнитологического комитета были избраны Г. П. Дементьев, А. И. Иванов и Н. А. Гладков. Г. П. Дементьев был избран в состав Постоянного исполнительного комитета Международного орнитологического комитета, а также членом постоянных комиссий по таксономии и номенклатуре европейских птиц.

Надо отметить, что работа конгресса протекала в приятной и деловой обстановке. Вопрос о необходимости укрепления дружественных связей и взаимопонимания, о развитии международного сотрудничества в области науки и, в частности, орнитологии весьма часто упоминался в выступлениях участников конгресса. Подготовка к созыву конгресса и проведение его работы были на большой высоте. В этом отношении надо отметить большую работу президента конгресса д-ра А. Лендсборо-Томсона, его генерального секретаря проф. А. Портманна и местного швейцарского комитета по предварительной организации конгресса.

Г. П. Дементьев

ЧЕХОСЛОВАЦКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ПОЧВЕННОЙ БИОЛОГИИ И РАБОТЫ ЧЕХОСЛОВАЦКИХ ЗООЛОГИЧЕСКИХ УЧРЕЖДЕНИЙ

В этом кратком сообщении я хочу поделиться с читателями «Зоологического журнала» теми сведениями и впечатлениями о работах по зоологии в Чехословакии, которые мне удалось почерпнуть во время поездки в эту страну в феврале—марте 1954 года.

Мне пришлось познакомиться и с рядом работ по микробиологии и почвоведению, освещение которых не отвечает профилю журнала.

Разумеется, мое сообщение ни в коей мере не может претендовать на полноту— я буду писать только о работах тех учреждений, в которых пришлось побывать, о работе тех лиц, с которыми удалось встретиться и поговорить. Но хотя бы и очень неполные, впечатления эти помогут нашим зоологам представить себе направления работ чехословацких коллег.

В конце февраля—начале марта небольшая группа биологов Академии наук СССР в составе члена-корр. АН СССР Е. Н. Мишустина и пишущего эти строки была командирована по приглашению Чехословацкой Академии наук и Чехословацкой Академии сельскохозяйственных наук в Чехословакию для участия в Общегосударственной конференции по проблемам почвенной биологии и ознакомления с работой чехословацких биологов.

Конференция происходила в помещении замка в Либлицах близ Праги, ставшего теперь, в новой Чехословакии, Домом научных работников, носящим имя великого чешского биолога И. Е. Пуркинье.

Работа конференции, длившаяся с 22 по 24 февраля, была посвящена в основном проблемам, объединенным под названием — «задачи почвенной микробиологии при введении травопольной системы», однако и программа и значение этой конференции были значительно шире. Это была большая конференция с докладами, посвященными разнообразным проблемам не только собственно почвенной микробиологии, но и фитопатологическим проблемам, связанным с пребыванием патогенных организмов в почве, и отчасти — почвенно-зоологическим вопросам. Открыта была конференция акад.-секретарем АН ЧСР И. Малеком и проходила частично под его руководством, частично — под руководством члена-корр. Академии сельскохозяйственных наук ЧСР В. Каша, старейшего работника в области почвенной микробиологии.

Старейший почвовед Чехословакии, ученик сотрудника В. В. Докучаева — В. Отоцкого, многократно встречавшийся с крупными советскими почвоведами, проф. В. Новак (Высшая сельскохозяйственная школа в Брно) сделал доклад на тему «Значение комплексного исследования эдафона в сельском хозяйстве», в котором остановился на задачах изучения почвенных животных как фактора почвообразования, подчеркивая значение почвенных животных для круговорота веществ в почве, и выдвигал перед биологами задачу не только исследования почвенной фауны, но и активной ее перестройки.

Доклад инж. Й. Носека, работающего в том же учреждении, был посвящен конкретным итогам количественного изучения и вертикального распределения основных групп почвенных немикроскопических животных в буково-пихтовых и гор-

ных еловых лесах в Моравских Бескидах по сравнению с луговыми и пахотными землями. Как и наши зоологи, по данным, полученным в СССР, этот исследователь констатировал большую численность и разнообразие почвенного населения под лесом, а в пределах пахотных земель — положительную связь численности почвенных беспозвоночных со степенью удобренности почвы.

Интересный раздел почвенно-зоологических исследований осветил д-р К. Роса, исследовавший почвенную микрофауну и флору водорослей в горном девственном лесу на Праделе, на высоте 1050—1200 м над ур. м. Этот исследователь изучал простейших и коловраток почвы, их численность и характер питания и выяснил, что почвенные Thecamoebae питаются главным образом бактериями, как и почвенные Ciliata. К. Роса считает наиболее приемлемыми методами исследования этих групп методы прямой микроскопии небольших проб почвы.

На заключительном заседании конференции были сделаны доклады Е. Н. Мишустиным — «Микроорганизмы и плодородие почвы» и автором настоящего сообщения — «Почвенная фауна и плодородие почвы».

Конференция была посвящена в основном почвенно-микробиологическим проблемам и количество сообщений по почвенной зоологии было очень ограниченным, так как эти работы в Чехословакии фактически только начинаются (до войны исследования почвенной фауны в Чехословакии начинали М. Ксенеман и Ст. Соудек). Несмотря на это, участниками конференции была единодушно принята резолюция о необходимости создания специального научного центра по изучению почвенной фауны, с указанием, что такой центр наиболее уместно организовать в г. Брно.

В целом конференция продемонстрировала большие успехи в организации исследований биологии почв в Чехословакии.

Подавляющее большинство докладчиков и участников конференции составляли молодые научные работники, с энтузиазмом начавшие разработку актуальных для сельского и лесного хозяйства республики почвенно-биологических проблем. В своих теоретических положениях работники в области биологии почв исходят из передовых представлений советского почвоведения и мичуринской биологии.

Доклады и личный контакт с участниками конференции показали очень большую степень знакомства наших чехословацких коллег с работами советских исследователей, исключительное внимание, с которым они следят за всеми публикациями в наших журналах, за всеми советскими книжными новинками.

Благодаря любезности руководства биологической секции Академии наук и Академии сельскохозяйственных наук Чехословацкой Республики мы близко познакомились с работами ряда исследовательских учреждений.

Нам пришлось присутствовать на заседании биологической секции Академии наук, на котором обсуждался перспективный план Академии. Из зоологических проблем, стоящих перед Академией, в качестве основных, профилирующих намечены общие широкие вопросы, связанные с практикой народного хозяйства или разработкой биологических теорий.

Первым разделом намечается изучение фауны Республики, так как несмотря на большое количество фаунистических исследований, проведенных в Средней Европе, для территории Чехословакии, до сих пор не было специальных определителей и сводок по большей части групп животных, имеющих первостепенное хозяйственное значение.

К работе по изучению энтомофауны, что особенно актуально, намечено привлечение Энтомологического общества, насчитывающего около 800 членов и состоящего сейчас при Академии наук. Общество работает довольно интенсивно, но без достаточной целеустремленности. В деятельности Общества еще сильны традиции коллекционирования раритетов и уклоняющихся форм, часто у энтомологов преобладает интерес к группам, не встречающимся в Чехословакии, особенно тропическим и т. д. Направить работу Общества на решение актуальных проблем систематики, фаунистики и экологии — одна из задач, стоящих сейчас перед Академией.

Самостоятельный раздел проблематики Академии представляют вопросы изучения биоценозов Республики и их изменений под влиянием хозяйственной деятельности человека.

В особый вопрос выделено изучение водной и почвенной фауны при осуществляемых в Чехословакии работах по изменению природы. К этой группе зоологических проблем примыкает и проблема борьбы с вредителями и паразитами, планируемая Академией.

Большой комплекс исследований Академии намечается по разделу экспериментальной морфологии животных. В план включены такие проблемы, как проблема строения и развития живого вещества (акад. Ф. Студничка давно работал по проблемам микроструктуры тканей, подходя и к вопросам неклеточных структур живого вещества), регенерации, развития организмов, жизненности и оплодотворения.

Многие из проблем перспективного плана уже разрабатываются в Академии. Все вообще зоологические работы в Республике объединяются специальной зоологической комиссией при Академии.

В помещении Биологического института мы ознакомились с работами в области экспериментальной зоологии.

В течение 2 лет в институте проводится повторение опытов О. Б. Лепешинской по возникновению клеток из желточных шаров. Чехословацкие ученые тщательно воспроизводили условия опыта, описанные О. Б. Лепешинской, но удавалось проследить только дифференцировку желтка до стадии желточных шаров, образования же из шаров клеток ни разу не наблюдалось. Не удалось также доказать образования клеток в кровяных сгустках (д-р Е. Кейлова, д-р Эстова). Интерес к проблеме живого вещества у ученых Чехословакии очень велик.

В процессе работ по изучению изменения клеток крови в ранах исследователи научились давать прогнозы лечения ран по их отпечаткам на стеклах — метод, уже проверенный в условиях хирургической клиники.

Интересные результаты получены в институте по влиянию чужого белка на развитие эмбрионов птиц. Было показано, что замена куриного белка утиным повышает жизненность цыплят и выгодно изменяет их последующее отношение к корму.

В стенах института ведутся также работы по очаговости гельминтозов (д-р Б. Ришавый) и по биологическому методу борьбы с американской белой бабочкой (д-р Вейзер).

Другие лаборатории, разрабатывающие зоологические проблемы, находятся не в помещении Биологического института, а в большинстве случаев на базе тех высших учебных заведений, где преподают руководители соответствующих разделов. Часто тематика лабораторий института и соответствующих кафедр бывает так тесно переплетена, что рассмотрение этих работ легче проводить при ознакомлении с работами высших учебных заведений.

Гидробиологические работы Академии ведутся на базе прудовых хозяйств в Южной Чехии в Тшебоне, организованных еще в XV—XVI столетиях и славящихся своими породами карпов.

Паразитологические работы в Академии и в старейшем знаменитом Карловом университете, основанном в Праге еще в XIV в., возглавляет чл.-корр. Академии наук проф. О. Йировец, лауреат государственной награды.

Проф О. Йировец работает над изучением возбудителей протозойных заболеваний — Pneumocystus и Toxoplasma, а в его лаборатории ведутся исследования по комарам, грегаринам и другим паразитам и переносчикам болезней. При отделе паразитологии находится и лаборатория по испытанию инсектицидов.

Опубликованная проф. О. Йировецем в 1953 г. на страницах нашего журнала «Природа» (№ 1) статья о работах чехословацких паразитологов позволяет подробнее не останавливаться на паразитологических проблемах. Отмечу только, что по вопросам разработанной акад. Е. Н. Павловским проблемы природно-очаговых заболеваний в Чехословацкой Республике сейчас работает около 120 исследователей.

Зоологические дисциплины в Карловом университете преподаются на трех кафедрах — физиологической зоологии (доц. К. Вениг), систематической зоологии (член-корр. Академии наук проф. Ю. Комарек) и экологической зоологии (проф. В.Бартош).

На кафедре физиологической зоологии разрабатываются преимущественно проблемы физиологии насекомых. Главное направление — физиология основного обмена. В лабораториях кафедры изучается активность сукцинодегидразы в мышцах насекомых, которая оказалась в три раза выше, чем в грудных мышцах голубя, а также вопросы физиологии дыхания насекомых. В лаборатории разработан метод определения сахара с помощью ризорцинсульфоновой кислоты. Исследуется также влияние длины светового дня на диапаузу у белянок и волнянок (Я. Добкочиль)

На кафедре проф. Ю. Комарека ведутся работы по общей энтомологии, в основном — по анатомии несекомых, по сравнительной морфологии животных и по прикладной энтомологии.

На кафедре завершена работа по изучению химического метода борьбы с майским хрущом: показано, что для борьбы с имагинальной стадией очень эффективно опыливание ГХЦГ и мало действенно опыливание ДДТ. Эти данные вполне отвечают тем результатам, которые получены в итоге обстоятельных работ, проведенных у нас Всесоюзным институтом защиты растений (В. М. Березина, В. Н. Старк). В настоящее время исследуется влияние опыливания дустами ДДТ и ГХЦГ на весь лесной биоценоз (В. Скуравый).

На кафедре исследуются хеморецепторы шелкопряда-монашенки и испытывается возможность применения света в борьбе с вредителями.

В области морфологии насекомых на кафедре ведутся исследования по гемолимфе насекомых (И. Грдый) и по трахейной системе личинок поденок (В. Ланда).

Проф. Ю. Комарек работает в настоящее время по ископаемым Arthropleura, доказывая, что эта группа относится не к трилобитам, как это раньше считали, а к Diplopoda. Им выпущен и солидный том (первая часть) руководства по зоологии беспозвоночных.

Ряд аспирантов кафедры ведет исследования по экологии охотничье-промысловых животных, промысел которых в Чехословацкой Республике имеет вдвое более важное значение по количеству поставляемого мяса, чем рыбный промысел, хотя рыбное, особенно прудовое, хозяйство и представляет очень важную отрасль производства продуктов потребления. На рынки Чехословакии поступает большое ко

личество зайцев, куропаток и фазанов, однако научные основы охотничьего промысла разработаны недостаточно (ср. Й. Кратохвил, «Чехословацкая биология», № 2, 1953).

На кафедре экологической зоологии заведующий кафедрой и декан проф. В. Бартош изучает фауну мха, планктон и бентос, систематически обрабатывая ряд групп тихоходок, коловраток, текамеб и других микроскопических объектов. На этой же кафедре ведутся работы по олигохетам (д-р М. Кунст), по диплоподам (д-р Я. Ланг). Некоторые исследования проводятся по птицам — по гнездованию птиц (В. Черный) и по сравнительной анатомии локомоторной мускулатуры птиц (Зд. Веселовский). Несколько сотрудников работают в области ихтиологии и питания рыб. В специальной гидробиологической лаборатории изучается динамика планктона и бентоса, разрабатывается проблема продуктивности водоемов (д-р Я. Грбачек, д-р Лелак).

В университете в Брно с 1921 г., когда в нем был основан проф. Й. Завржалом Зоологический институт, направление работ зоологов в основном морфолого-систематическое.

С 1945 г. кафедрой руководит проф. С. Грабье, начавший свое зоологическое образование в Московском университете; он работает по олигохетам и листоногим, изучает фауну горных озер в Татрах и бентос многих водоемов.

В числе его сотрудников — специалисты по губоногим многоножкам (д-р Б. Фолькманова), сеноедам и личинкам поденок (д-р Ст. Обр), по гидракаринам (д-р Ф. Ласка), по пресноводным веслоногим (д-р Фр. Кубичек), по трематодам рыб (д-р Я. Войтек).

На медицинском факультете проф. Ф. Герчик руководит не только работами по экспериментальной биологии факультета, но и лабораторией биофизики Академии наук. В лаборатории проф. Ф. Герчика ведутся работы по влиянию гамма-излучений на крыс, по влиянию наркотиков и охранному действию гомогенизата селезенки на эффект облучения. В лаборатории сконструирован оригинальный, очень удобный прибор для электрометрического анализа смеси газов, позволяющий оптически иллюстрировать содержание O_2 и CO_2 (с точностью до 0,001%).

Из других работ с зоологическими объектами следует отметить проводящиеся в этой лаборатории опыты по образованию клеток из растертого «живого вещества» гидры. Удалось наблюдать только явления коацервации, но ни разу не приходилось получать клетки по методу О. Б. Лепешинской. Большинство же исследований лаборатории проф. Ф. Герчика посвящено микробиологическим объектам.

Другим крупным зоологическим центром в Брно является Высшая сельскохозяйственная школа, где находится и лаборатория зоологии Академии наук, работающая по млекопитающим и птицам под руководством проф. Й. Кратохвила. Проф. Й. Кратохвил работает по динамике размножения, зоогеографии и систематике мышевидных грызунов. При этой кафедре Й. Носеком ведутся исследования почвенной фауны. В составе кафедры есть работники, специализирующиеся по разным группам беспозвоночных — по Aphaniptera (д-р Юрик), по прямокрылым (д-р Добржик), по простейшим (д-р Краль).

Работы по вредным насекомым в Высшей сельскохозяйственной школе в Брно ведутся на кафедре защиты растений (доц. Ф. Миллер). Обширные исследования фауны и систематики трипсов проводит д-р Я. Пеликан. Д-р Л. Новотный изучает многие группы чешуекрылых, интересные с биологической или сельскохозяйственной точки зрения.

Центром работ по сельскохозяйственной энтомологии является созданная в послевоенные годы Академия сельскохозяйственных наук, вице-президент которой — Й. Фолтин — является специалистом энтомологом, воспитанником факультета защиты растений Тимирязевской Сельскохозяйственной академии. Й. Фолтин читает сельскохозяйственную энтомологию в Высшей сельскохозяйственной школе в Праге и ведет большую работу по пропаганде этой отрасли науки.

В системе Академии сельскохозяйственных наук имеется шесть основных институтов (растениеводства, животноводства, механизации, электрификации, кормов и акклиматизации). Кроме того, в Республике — 16 отраслевых институтов, работающих по вопросам сельского хозяйства, и 13 комплексных краевых, опирающихся на сеть опытных станций. Центрального института защиты растений пока нет — его создание намечается, а сейчас работа по вредным насекомым ведется в основном в институте растениеводства.

Одним из наиболее важных объектов исследования является колорадский жук. Проведены интересные опыты по борьбе с этим вредителем с помощью энтомофильного грибка Beauveria globulifera, давшего, по предварительным данным, высокую смертность личинок. Опыление спорами этого грибка можно проводить в смеси с дустом ДДТ. Другие объекты работы — долгоносики, вредящие крестоцветным (скрытнохоботники и бариды), американская белая бабочка и прочие хозяйственно важные вредители.

Институт растениеводства осваивает в настоящее время новое, удобное для организации лабораторных помещений здание на окраине Праги, примыкающее к земельным массивам, на которых закладывается часть опытов, располагающее теплицами, камерами для разведения насекомых и т. д.

Большие исследования по систематике насекомых сосредоточены в Народном музее, где работают такие крупные систематики, как проф. Я. Обенбергер — известный энтомолог, специалист по златкам, и Й. Маржан. Я. Обенбергер опубликовал капитальный том «Энтомология» (1952), посвященный морфологии насекомых. Й. Маржан, работающий в области систематики и зоогеографии жуков, в последние годы начал обработку и материалов по прямокрылым.

Народный музей — в основном музей естественной истории с отделами геологии и минералогии, палеонтологии, ботаники и зоологии. Есть в нем также археологический и нумизматический отделы. Экспозиционные залы зоологического сектора занимают верхний этаж огромного величественного здания музея. В музее есть редкие экспонаты — скелет ноги моа, остатки скелета и реконструкция чучела дронта, чучела ламантина и дюгоня, огромная южноамериканская апарайма. Но экспозиция музея построена только по систематическому признаку; таких тематических разделов, как в нашем Зоологическом музее или, как мне приходилось видеть, — в экологических разделах музея Университета им. Гумбольдта в Берлине, как в Филогенетическом музее, созданном Э. Геккелем в Иене, — в Народном музее в Праге, к сожалению, нет.

Даже недолгое, поверхностное ознакомление с зоологическими работами в Чехословацкой Республике показывает, какой широкий размах получила наука после начала социалистического преобразования страны. Во всех вузах и исследовательских институтах идет подготовка большого числа аспирантов; много молодежи, активно изучающей достижения нашей передовой советской науки, критически их проверяющей на собственном материале, обогащающей науку новыми фактами. Очень плодотворно сказывается на развитии науки решительный поворот к разрешению кардинальных вопросов практики.

В работе по перестройке зоологических исследований еще много недостатков и трудностей, профили многих кафедр и лабораторий очень нечетко выражены, и работа сотрудников характеризуется многотемностью и разрозненностью, что частично иллюстрируется и приведенными материалами. Однако несомненно, что это — трудности роста, которые чехословацкая наука, опираясь на наш опыт, быстро преодолеет.

Создание нового, при бережном сохранении культурных ценностей прошлого, в Чехословакии встречаешь на каждом шагу. Большой интерес представляет создание местных музеев на базе старинных замков и других старинных построек, заботливо охраняемых и реставрируемых. Так, недалеко от Праги в роскошном здании замка Конопища (бывш. Фердинанда д'Эстэ) организуется музей охотоведения и лесоводства, в старом монастыре в Брно помещается музей, в котором хранятся интересные находки из палеолитических поселений с обильными костями пещерного медведя и мамонта, рассортированными первобытным человеком, и т. д.

Наше ознакомление с работами чехословацких биологов было облегчено как тем, что чешский язык имеет много общего с русским и особенно украинским языком, что позволяло понимать доклады на близкие нам темы, так и особенно тем, что многие чешские ученые говорят по-русски.

Организация тесных научных связей наших работников с чехословацкими зоологами принесет большую пользу ученым обеих стран. В Чехословакии, например, есть специалисты-систематики, обрабатывающие такие группы, как многоножки, аптериготы, по которым у нас в Союзе нет специалистов; в то же время в Чехословакии совсем нет специалистов по таким широко изучаемым у нас группам, как нематоды.

Исследовательские лаборатории в Чехословакии обеспечиваются в основном отечественной аппаратурой, в том числе и оптикой; многие приборы — оригинальной и очень удобной для пользования конструкции, освоение которых принесло бы пользу нашим биологам.

Много делается для популяризации биологических знаний. Издается два хорошо иллюстрированных научно-популярных журнала — «Živa» и «Vesmir», в которых, наряду с другими материалами, помещаются переводы и переложения многих статей из наших периодических изданий. Эти журналы имеют большой спрос среди широких масс читателей, особенно среди учащихся.

Сотрудники Академии наук пишут научно-популярные брошюры, освещающие новейшие достижения передовой биологической науки.

Ученые Чехословакии много делают для сближения с советскими исследователями. Для советских читателей с 1952 г. издается журнал «Чехословацкая биология» на русском языке, в большинстве изданий статьи снабжаются русскими резюме.

Для лучшего ознакомления с нашими работами на чешском языке издается журнал «Sovetska veda», в котором помещаются переводы наиболее интересных для развития чехословацкой науки статей из наших журналов. Так, например, перевод установочной статьи акад. Е. Н. Павловского о задачах систематики («Зоологический журнал», 1952, т. XXXI, вып. 2) оказал влияние на организацию работ в этом направлении.

Большое число русских книг по биологии переводится на чешский язык, в частности многие издания Академии наук СССР.

По своей инициативе чехословацкие ученые начинают присылать свои статьи для опубликования в журналах Академии наук СССР.

Стремление к более тесному контакту, желание наладить обмен оттисками и переписку с учеными Советского Союза выражали нам все научные работники, с которыми мы встречались во время нашего недолгого, но богатого впечатлениями пребывания в демократической Чехословакии.

Дружеский, радушный прием, оказанный нам руководителем секции биологии Академии наук акад. И. Маликом, президентом Академии сельскохозяйственных наук акад. А. Клечкой, вице-президентом этой академии Й. Фолтином и руководителями и сотрудниками лабораторий, которые мы посетили, был одним из бесчисленных свидетельств растущих многосторонних дружеских культурных связей наших стран.

Свидетельства победы нового в жизни народов Чехословакии встречаются буквально на каждом шагу. Это и поля, на которых лоскутки индивидуальных хозяйств уступают место большим полосам севооборотов кооперативов, это и отели Карловых Вар и Марианских Лазень, где летом отдыхают и лечатся рабочие и служащие, а зимой — крестьяне, это и предприятия, перешедшие с односменной на круглосуточную работу.

Эта победа чувствуется и в размахе исследовательской работы, в постройке новых зданий Биологического института, Института растениеводства, Виноградной станции в Карлштейне, в росте новых кадров подготовленных молодых ученых.

Широкое планирование зоологических работ является также одним из многих показателей успехов развития культурного строительства Чехословацкой Республики.

М. С. Гиляров

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII 1954 ВЫП. 6

СОДЕРЖАНИЕ XXXIII ТОМА

СОДЕРЖАНИЕ

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Т-09055 Подписано к печати 14.XII.1954 г. Тираж 3475 экз. Зак. 757
Формат бумаги 70×108 1/16. Бум. л. 7 1/2 Печ. л. 20,55 + 2 вкл. Уч.-изд. л. 24,4

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 22 руб. 50 коп.